Aus dem Zoologischen Museum der Universität Berlin

Fortpflanzung und Brutpflege bei Gammarus pulex L. und Carinogammarus Roeselii GERV.

Mit 52 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

vorgelegt von

Kurt Heinze
aus Berlin

Tag der Promotion: 9. Mai 1932
Tag der mündlichen Prüfung: 17. Dezember 1931

1932

15 C

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Berlin

Fortpflanzung und Brutpflege bei Gammarus pulex L. und Carinogammarus Roeselii GERV.

Mit 52 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

vorgelegt von

Kurt Heinze
aus Berlin

Tag der Promotion: 9. Mai 1932
Tag der mündlichen Prüfung: 17. Dezember 1931

1932

Referenten: Prof. Dr. C. Zimmer

Prof. Dr. R. Hesse

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 51. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 1932.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533911_0031

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Allgemeine Vorbemerkungen 398
II. Fortpflanzung und Brutpflege 400
A. Die Fortpflanzung 400
1. Unterschiede der Geschlechtes 400
2. Die Zeit der Fortpflanzung 408
3. Die Vorkopula 409
4. Die Häutung des Weibchens und der Austritt der Eier . . . 414
5. Die eigentliche Kopula 416
B. Die Brutpflege 420
1. Der Bau des Brutraums 420
2. Die Weitung des Marsupiums durch das Heranwachsen der Brut und das Ausstoßen von Embryonen 422
3. Die Durchlüftung des Brutraums 423
4. Der feinere Bau der Oostegiten 426
5. Die Entwicklung der Oostegiten 429
III. Versuch einer Kreuzung zwischen *Gammarus pulex* L. und *Carinogammarus Roeselii* Gerv. 435
IV. Zusammenfassung 436
V. Literatur 439

I. Allgemeine Vorbemerkungen.

Es sind schon eine Reihe von Arbeiten veröffentlicht worden, die Beobachtungen über die Fortpflanzung oder die Brutpflege bei Gammaridae enthalten. Sie alle haben ergeben, daß vor der Begattung die ♀ von den ♂ ergriffen und von diesen mehrere Tage herumgetragen werden, bis der günstigste Augenblick für die Kopula herangekommen ist. Das ♂ schwimmt in Reiterstellung d. h. gleichsam auf dem Rücken des ♀ reitend umher. Die Schilderungen, die von der eigentlichen Kopula vorliegen, sind jedoch recht abweichend voneinander, teils weil sie sich auf verschiedene Arten beziehen, zum Teil aber auch, weil die Beobachtungen über ein und dieselbe Art auseinander gehen. Über die Brutpflege der Gammariden ist bisher nur im Zusammenhang mit anderen Malakostraken oder in größeren Handbüchern berichtet worden; spezielle Untersuchungen fehlen noch.

Nach den bisherigen Feststellungen lassen sich 2 Kopulationshaltungen unterscheiden. Die Lage, die ♂ und ♀ bei der Kopula einnehmen, wird für *Gammarus locusta* L., einem Meeresamphipoden, ganz anders beschrieben als für *Gammarus pungens* M. EDW.[1]), der im Süßwasser vorkommt. BLEGVAD (1922) bildet auf p. 33 seiner Arbeit (Fig. 5) die Kopulationshaltung von *G. locusta* ab. Danach wird das ♀ unter dem ♂ gedreht, so daß beide Tiere gegeneinander eine gekreuzte Lage einnehmen. Der Körper des ♂ umgreift den des ♀ von oben her, Vorder- und Hinterkörper sind zur Ventralseite des ♀ herumgebogen. In dieser Stellung wäre auch eine direkte Samenübertragung durch die Genitalpapillen selbst möglich, wie es BLEGVAD beschreibt. DELLA VALLE dagegen gibt auf tab. 50 in Fig. 1 (1893) eine von dieser vollkommen verschiedene Kopulationshaltung wieder. Das ♀ liegt bei der Kopula auf dem Rücken, das ♂ nahezu gestreckt darüber, die Bauchseiten sind einander zugekehrt, ohne daß es zu einer Umgreifung kommt. Das ♀ wird unter dem ♂ um einen spitzen Winkel gedreht, so daß die Körper der beiden Tiere in ihrer gegenseitigen Lage etwa ein Malzeichen bilden. *G. Chevreuxi* SEXTON, ein Brackwasseramphipode, soll nach SEXTON u. MATTHEWS (1910—1913) in derselben Weise kopulieren wie *G. pungens*, und die Kopulationshaltungen, die ich bei *G. pulex* L.

1) DELLA VALLE spricht in seiner Arbeit von 1887—1889 von *G. pulex* L., meint aber *G. pungens* M. EDW. In einer späteren Arbeit (1893) berichtigt er seinen Fehler selbst.

und bei *Carinogammarus Roeselii* Gerv. beobachtet habe, weichen nur wenig von der für *G. pungens* beschriebenen ab.

Ganz isoliert mit seinen Behauptungen steht Haempel (1908) da, der gerade über *G. pulex* L. und *Gammarus fluviatilis* R. (= *Carinogammarus Roeselii* Gerv.) seine Untersuchungen gemacht hat. Danach soll die Begattung vor der Häutung stattfinden, es soll weiterhin zur Ausbildung von Spermatophoren kommen, die in der Nähe des weiblichen Ovidukts abgesetzt und durch ein Sekret des Ovidukts aufgelöst werden. Die Befruchtung der Eier soll im Innern erfolgen. Haempel's Beobachtungen stehen in direktem Widerspruch zu allem, was vorher und nachher über die Kopula bei Gammariden veröffentlicht worden ist, decken sich auch nicht mit meinen Feststellungen.

Die vorliegende Arbeit will nun versuchen, für unsere häufigsten Süßwassergammariden, *Gammarus pulex* L. und *Carinogammarus Roeselii* Gerv., die Art und Weise der Fortpflanzung und daneben auch die der Brutpflege zu schildern.

Die beiden Arten traf ich häufig gleichzeitig an einem Fundort. In der Briese bei Birkenwerder — im Berliner Gebiet — kommt *G. pulex* neben *C. Roeselii* vor, der letzte ist bei weitem in der Überzahl. (Im Frühjahr kamen auf 100 *C. Roeselii* ca. 30—40 *G. pulex*). In einem kleinen Abflußgraben, der zur Briese entwässert, waren die Verhältnisse umgekehrt. Im Tegeler See (bei Berlin) fing ich fast nur *G. pulex* und ganz vereinzelt *C. Roeselii*. Einige andere Fundorte lieferten nur *C. Roeselii* (Tegeler Fließ bei Hermsdorf-Lübars und Eggersdorfer Fließ bei Strausberg).

In ihrem Verhalten zeigen die Tiere soviel Ähnlichkeit, daß es berechtigt erscheint, sie zusammen zu behandeln. Trotzdem weisen beide Arten neben morphologischen auch physiologische Unterschiede auf; ich möchte hier nur an die größere Mg.-Empfindlichkeit von *G. pulex* (Schumann, 1928) und an das etwas geringere O_2-Bedürfnis von *C. Roeselii* (Haempel, 1908) erinnern.

Rein äußerlich lassen sich die beiden Arten leicht durch den Dornenbesatz unterscheiden, den das letzte Thorakal- und das 1. bis 3. Abdominalsegment bei *C. Roeselii* tragen und der bei *G. pulex* fehlt. Auch die 2. Antennen zeigen wenigstens bei meinen Tieren, die in der Hauptsache aus der Briese bei Birkenwerder stammen, im männlichen Geschlecht wesentliche Unterschiede. *G. pulex* trägt die Hauptbeborstung auf der Geißel (Fig. 1), während *C. Roeselii* neben starker Geißelbeborstung auch auf den beiden distalen Stielgliedern einen sehr kräftigen Borstenbesatz besitzt (Fig. 3).

Die Gnathopoden und Uropoden sind bei beiden Arten ebenfalls verschieden gestaltet, ich verweise dazu auf den nächsten Abschnitt und die Fig. 5—16.

Mit anderen Amphipoden, *Corophium*, *Niphargus* u. a., die auf ganz bestimmte Biotope in Deutschland beschränkt sind, sind beide Arten nicht zu verwechseln.

A. Die Fortpflanzung.

1. Unterschiede der Geschlechter.

Die beiden Gammariden zeigen deutliche Größenunterschiede zwischen ♂ und ♀. Das ♂ wird wesentlich größer als das ♀, die Differenz zwischen beiden Geschlechtern kann bei gleichaltrigen Tieren $^1/_5$ und mehr betragen. Besonders fallen diese Größenunterschiede ins Auge, wenn die Tiere Reiterstellung einnehmen.

Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der Geschlechter bilden für die meisten Gammariden die 2. Antennen und die Gnathopoden. Ihre Gestalt und Beborstung gestattet eine einwandfreie Trennung von ♂ und ♀.

Die 1. Antennen weichen bei beiden Arten im männlichen und weiblichen Geschlecht nicht wesentlich voneinander ab. Unterschiede in der Anzahl der Glieder der Nebengeißel sind für beide Geschlechter nicht immer vorhanden. Für das ♂ von *G. pulex* schwankt die Gliederzahl zwischen 4 und 5, für das ♀ zwischen 3 und 4. Bei *C. Roeselii* zählte ich sehr häufig für beide Geschlechter 3 Glieder, von denen das letzte beim ♀ etwas kürzer ist. In der Literatur findet man des öfteren 3 für das ♂ und 2 für das ♀ angegeben.

An den 2. Antennen zeigt das ♂ von *G. pulex* eine sehr deutliche, stärkere Beborstung der inneren einander zugekehrten Teile der Geißel (Fig. 1). Es stehen bei jungen geschlechtsreifen ♂, deren Geißeln aus ca. 9—10 Gliedern bestehen, 2 Reihen mit etwa je 9 Borsten auf den 2.—8. Gliedern. Zur Spitze hin sind die Glieder, deren Zahl bei großen ♂ 15 betragen kann, wieder dünner beborstet, während die beiden distalen Stielglieder überhaupt nur spärlichen Borstenbesatz tragen. Bei den ♀ ist die Beborstung der Geißeln der 2. Antennen schwächer und nicht so ausgesprochen einseitig orientiert wie bei den ♂. Ringsherum stehen fast gleichmäßig am distalen Ende jedes Gliedes verteilt Borsten von mittlerer Länge. Die Borstenzahl der proximalen Reihe jedes Gliedes ist auf 2—3 beschränkt, oder die Reihe fehlt. Ihre Borsten erreichen nicht die Länge der-

jenigen der distalen Reihe. In der Beborstung der Stielglieder sind keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem ♂ festzustellen. Fig. 2 stellt die 2. Antenne eines geschlechtsreifen ♀ dar (Größe 9—10 mm). Die männliche Antenne der Fig. 1 ist etwas stärker vergrößert.

Auffallend sind auch die Unterschiede in der Form der Glieder. Beim ♂ sind sie im mittleren Teil breiter als lang, beim ♀ länger als breit, die Geißel der ♀ macht dadurch einen schlankeren Eindruck. Dazu kommen beim ♂ noch eine Anzahl von Calceoli, die

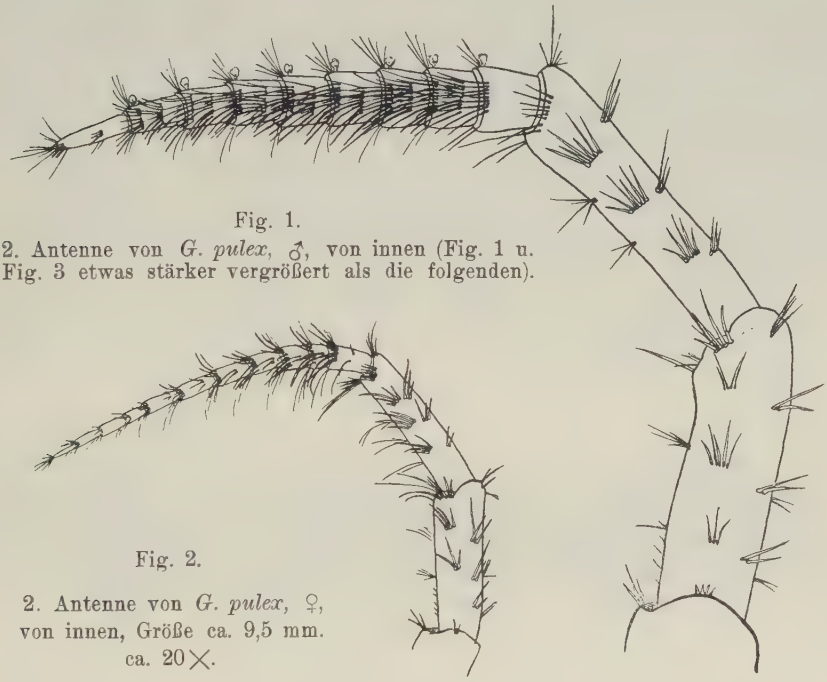

Fig. 1.
2. Antenne von *G. pulex*, ♂, von innen (Fig. 1 u. Fig. 3 etwas stärker vergrößert als die folgenden).

Fig. 2.
2. Antenne von *G. pulex*, ♀, von innen, Größe ca. 9,5 mm. ca. 20×.

als Organe des chemischen Sinnes gedeutet werden und die dem ♀ fehlen. Sie stehen auf der Oberseite der Geißel am distalen Teil der Glieder. Auf jedes Geißelglied kommt ein Calceolus, nur den distalen Gliedern fehlen sie.

C. Roeselii unterscheidet sich von *G. pulex* im männlichen Geschlecht durch den sehr kräftigen Borstenbesatz auf der Innenseite der distalen Stielglieder der 2. Antennen (Fig. 3). In großer Zahl stehen in mehreren Gruppen lange Borsten auf den beiden letzten Gliedern. Über ihre Anordnung vergleiche man Fig. 3. Distal sind

2 Borstengruppen des letzten Stielgliedes einreihig, die anderen sind mehrreihig. Auch auf der Geißel sind die Borsten in anderer Weise angeordnet als bei der vorigen Art. Nur in ihrem mittleren Teil sind auf jedem Glied 2 Borstenreihen vorhanden. Die Zahl der Glieder nimmt mit der Größe der Tiere zu und damit auch gleichzeitig die der zweireihig beborsteten. In der proximalen Reihe stehen nur je 5—6 Borsten, die viel kürzer als die Endborsten sind. Calceoli habe ich an den 2. Antennen des *C. Roeselii* ♂ nicht gefunden.

Die 2. Antennen des ♀ von *C. Roeselii* (Fig. 4) sind ebenfalls viel dünner beborstet als die des ♂. Ganz erheblich ist der Unterschied am letzten und vorletzten Stielglied. Hier stehen die Borsten in einzelnen Reihen, jedoch nicht mehr als 7 in einer Reihe mit Ausnahme der distalen jedes Gliedes; beim ♂ dagegen enthält jede größere Gruppe 15 und mehr Borsten. Die Geißel zeigt diese Differenz nicht so ausgeprägt wie der Stiel, wenn auch beim ♀ nur 6—8 Borsten und beim ♂ 9 und mehr in jeder Reihe stehen. Dazu kommt noch ein Unterschied in der Länge der Borsten, die des ♀ sind viel kürzer als die des ♂.

Bei schwimmenden ♂ beider Arten sieht man deutlich den Borstenbesatz der 2. Antennen, wenn man die Tiere von vorn oder von oben betrachtet, als weißlichen Saum.

Sehr auffallend sind auch die Unterschiede zwischen ♂ und ♀ in der Ausbildung der 1. und 2. Gnathopoden. Die Abweichungen zwischen den ♂ der beiden Arten sind nicht so deutlich wie in der Antennenbeborstung. Immerhin ließ sich bei meinem Material für *C. Roeselii* am 1. Gnathopoden eine stärkere Beborstung und geringere Bestachelung des Propodus feststellen als für *G. pulex*. Besonders längs der Palma, dem Teile des Propodus, gegen den der Dactylus eingeschlagen wird, ist der Borstenbesatz bei *C. Roeselii* kräftig. *G. pulex* zeigt dagegen eine reichliche Bestachelung des Propodus (vgl. Fig. 5 und 7).

Der 1. weibliche Gnathopod ist, mit dem männlichen verglichen, viel kürzer. Bei *G. pulex* ist der Propodus im männlichen Geschlecht nahezu doppelt so lang wie breit, im weiblichen dagegen bleibt die Länge des Propodus noch unter eineinhalb Breiten. Außerdem ist die Bestachelung am männlichen Propodus viel stärker; viele Stacheln fallen für das ♀ aus. Besonders bemerkenswert ist das Fehlen des großen Kegelstachels (*K*) an der Palma des ♀. In der Fig. 5 — einem männlichen ersten Gnathopoden — wird dieser durch die Borsten etwas verdeckt. Fig. 6 zeigt im Vergleich dazu den weiblichen

Fig. 3. 2. Antenne von *C. Roeselii*, ♂, von innen (etwas stärker vergrößert).

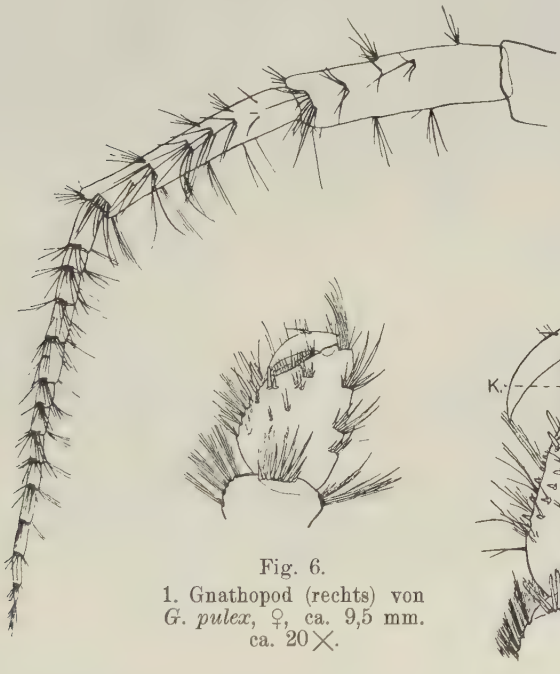

Fig. 6.
1. Gnathopod (rechts) von *G. pulex*, ♀, ca. 9,5 mm. ca. 20×.

Fig. 4. 2. Antenne von *C. Roeselii*, ♀, von innen, Größe des ♀ ca. 11—12 mm. ca. 20×

Fig. 5. 1. Gnathopod (rechts) von *G. pulex*, ♂, ca. 12 mm. ca. 20×. *K* großer Kegelstachel an der Palma

1. Gnathopoden. Man beachte auch die verschiedene Stellung der Palma bei ♂ und ♀.

Für *C. Roeselii* gelten ungefähr dieselben Verhältnisse, nur daß der weibliche Propodus etwa $1^3/_4$ mal so lang wie breit ist. Die Figg. 7 u. 8 geben die Propoditen für ♂ und ♀ bei gleicher Vergrößerung wieder.

An den 2. Gnathopoden kann man zwischen ♂ und ♀ — und zwar bei beiden Arten — in bezug auf die Beborstung keine wesentlichen Unterschiede feststellen. Mit Ausnahme der Reihe in der Mitte der inneren Propodusfläche, die beim ♂ etwas stärker beborstet ist, stimmt die Anordnung der Borsten in großen Zügen überein.

Fig. 7. 1. Gnathopod (rechts) von *C. Roeselii*, ♂. ca. 20×. *K* großer Kegelstachel an der Palma.

Fig. 8. 1. Gnathopod (rechts) von *C. Roeselii*, ♀, ca. 11—12 mm. ca. 20×.

Die Bestachelung, die im ganzen dünner ist als die des 1. Propodus, läßt bei beiden Geschlechtern den kräftigen Sinneskegelstachel an der Palma vermissen. Statt dessen stehen beim ♂ an dieser Stelle 1 oder 2 schwächere Stacheln, die dem ♀ fehlen.

Durch die verschiedene Neigung der Palma lassen sich *G. pulex* ♂ und ♀ leicht auseinander halten (Fig. 9 u. 10). Der Propodus des ♀ sieht nahezu rechteckig, der des ♂ trapezförmig oder oval aus. Dazu kommt noch ein Unterschied in der Länge und Breite; beim ♂ beträgt die Breite $^3/_5$, beim ♀ $^1/_2$ der Länge.

Nicht ganz so auffällig sind die Unterschiede bei *C. Roeselii* (Fig. 11 u. 12). Die Palma ist hier bei beiden Geschlechtern geneigt, wenn auch beim ♂ wesentlich stärker. Der Gnathopod des ♂ macht

einen plumpen Eindruck. Sein Propodus erreicht nie die doppelte Länge der Breite, während der weibliche fast ausnahmslos doppelt so lang wie breit ist.

Fig. 9. 2. Gnathopod (rechts) von *G. pulex*, ♂. ca. 20×.

Fig. 10. 2. Gnathopod (rechts) von *G. pulex*, ♀, ca. 10—11 mm. ca. 20×.

Fig. 11. 2. Gnathopod (rechts) von *C. Roeselii*, ♂, ca. 13—14 mm. ca. 20×.

Fig. 12. 2. Gnathopod (rechts) von *C. Roeselii*, ♀, ca. 11—12 mm. ca. 20×.

Ein weiterer Unterschied zwischen ♂ und ♀ ist in der Beborstung der letzten Uropoden gegeben. Auch hier besitzt das ♂ den dichteren Borstenbesatz. Die Verhältnisse für *G. pulex* und

C. Roeselii bei annähernd gleichaltrigen, geschlechtsreifen Tieren sind etwa folgende:

		Außenast		Innenast		
		innen	außen	innen	außen	
G. pulex	♂	15	16	9	18	Borstengruppen
	♀	12	11	7	13	
C. Roeselii	♂	23	19	13	22	
	♀	12	10	8	14	

Die Beborstung am Ende jedes Astes ist nicht mitgerechnet. Abweichungen in der Bestachelung sind kaum vorhanden; die Stärke der Beborstung ist — bei gleichgroßen Tieren meines Fundortes — nur geringen Schwankungen unterworfen. Sie ist demnach für *C. Roeselii*-♂ fast doppelt so dicht, für *G. pulex*-♂ nur etwa 25 % dichter als im weiblichen Geschlecht. In den Fig. 13—16 sind diese Verhältnisse für geschlechtsreife Tiere beider Arten dargestellt. Die Zeichnungen, die bei gleicher Vergrößerung angefertigt wurden, geben auch den auffälligen Größenunterschied der Uropoden in beiden Geschlechtern wieder.

Ein weiterer morphologischer Unterschied liegt bekanntlich in der Ausmündung der Geschlechtsorgane. Sie erfolgt, wie bei den Malacostraken allgemein, im 6. Segment beim ♀ und im 8. Segment beim ♂ [1]). Das ♂ trägt auf diesem Segment 2 Genitalpapillen (Fig. 17), in die das Vas deferens jeder Seite eintritt. Diese Genitalpapillen sind von oben nach unten ein wenig zusammengedrückt, so daß ihr Querschnitt etwa einer Ellipse gleicht. Sie sind sehr dünnhäutig und weich und können schon wegen ihrer geringen Festigkeit nicht als penisartiges Organ dienen. Ihre distalen Enden nähern sich nach der Mitte des Körpers hin etwas, ohne sich jedoch zu berühren. Die Papillen sind bei beiden Arten sehr kurz und im Bau übereinstimmend gestaltet. In der Seitenansicht schimmert das Vas deferens, das die Papille durchzieht, nur ganz schwach durch, während in der Aufsicht durch die geringere Dicke der Papille der Samenleiter ganz gut verfolgt werden kann.

Der Ovidukt jeder Seite mündet auf dem letzten Brutplattenpaar aus. In ihrem proximalen Teil sind diese Oostegiten verdickt (Fig. 18); sie stehen um ihre Längsachsen gedreht am Körper, so daß ihre Vorderkante tiefer als die Hinterkante liegt. Ihr Hinter-

1) Zählung nach Reibisch (Kükenthal, 1926—1927): Erstes freies Segment = zweites Segment, Kopf + erstes Segment = Cephalothorax.

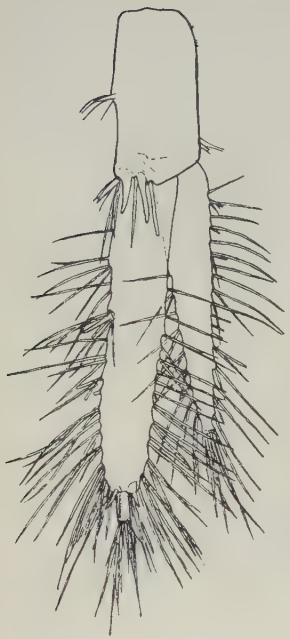

Fig. 13. ♂. Uropod (links) von *G. pulex*, ♂, von oben, ca. 12 mm. ca. 20×.

Fig. 15. ♂. Uropod (links) von *C. Roeselii*, ♂. ca. 20×.

Fig. 16. ♂. Uropod (links) von *C. Roeselii*, ♀, von oben, ca. 11—12 mm. ca. 20×.

Fig. 14. ♂. Uropod (links) von *G. pulex*, ♀, von oben. ca. 12 mm. ca. 20×.

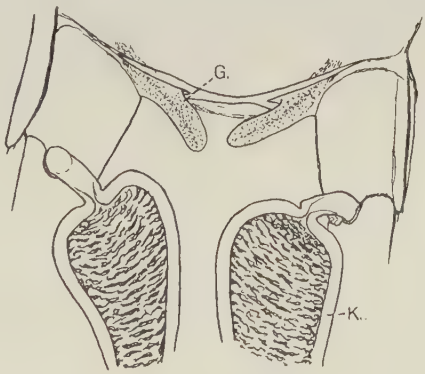

Fig. 17.

Genitalpapillen von *G. pulex* am 8. Segment. *G* Genitalpapillen. *K* Kiemen.

rand ist proximal wulstig erhöht, vor der Oviduktmündung ist die Brutplatte schwach ausgehöhlt. Die Ausmündung des Eileiters erfolgt nicht auf der Fläche des Oostegiten, sondern senkrecht zu ihr am Ende der Verdickung. Die Öffnung wird nach der Eiablage und Beendigung der Brutperiode nicht durch eine dünne Membran verschlossen, wie DELLA VALLE behauptet, vielmehr bildet nur ein Schleimpfropf oder etwas Gerinnsel den Verschluß nach außen (Fig. 19). Die Oviduktmündung wird demnach bei ♀, die bereits geboren haben, nicht erst durch die Häutungen vor der Kopula frei gemacht, sie ist vielmehr — mit Ausnahme der Primiparen, d. h. der ♀, die zum

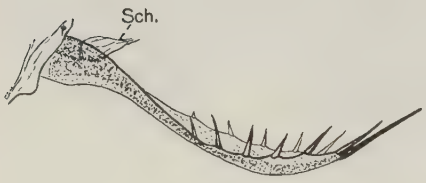

Fig. 18. Letzte Brutplatte von *G. pulex*, von der Seite, mit der Ausmündung des Ovidukts. *Sch* Schleimpfropf in der Oviduktmündung.

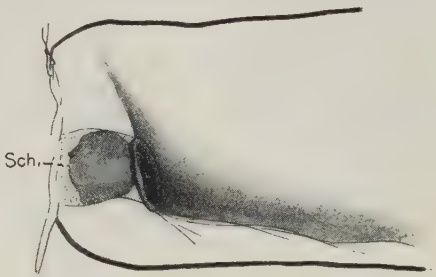

Fig. 19. Letzter Oostegit von *G. pulex*, von oben, mit der Ausmündung des Ovidukts. *Sch* Schleimpfropf.

erstenmal gebären — vorher schon geöffnet. Der Rand der Ausmündung ist glatt, ohne „zerrissene Ränder", wie es DELLA VALLE behauptet, aber auf und vor dem Rand stehen ganz feine kurze Börstchen, die einen derartigen Eindruck hervorrufen können.

2. Die Zeit der Fortpflanzung.

Über die Zeit, wann bei beiden Gammariden im Laufe des Jahres die Fortpflanzung stattfindet, liegen noch wenig Beobachtungen vor. BLEGVAD schreibt beispielsweise nur, daß er im Winter bei *G. pulex* keine Fortpflanzung beobachtet hat, ohne genauere Zeitangaben. Im Berliner Gebiet ist für *G. pulex* während der Monate Oktober bis Dezember einschließlich, für *C. Roeselii* in den Monaten Oktober bis Mitte Februar keine Fortpflanzung zu beobachten. Auffallend ist die Differenz in der Länge der Ruhezeit zwischen den beiden Arten. *G. pulex* wurde schon Anfang Januar in der Reiterstellung angetroffen und von da an ohne Unterbrechung bis zum Herbst. Dabei war der Winter in diesem Jahre nicht be-

sonders milde. Ein Viertel der gefangenen Tiere befand sich Anfang Januar bereits in Reiterstellung, der Rest der kopulationsfähigen Tiere von *G. pulex* ging innerhalb kurzer Zeit im Aquarium, das in einem geheizten Raum stand, ebenfalls dazu über. Bisher waren auch keine Reiterstellungen bei den älteren Aquariumstieren, die von früheren Fängen stammten, beobachtet worden; um diese Zeit traten sie aber prompt auf.

Erst in der Mitte des Februars setzte dann die Kopulationszeit bei *C. Roeselii* ein, vorher wurden keine Reiterstellungen beobachtet.

Charakterisiert wird die Ruheperiode durch die Rückbildung des Borstenbesatzes der Oostegiten; ich gehe in einem späteren Abschnitt noch näher darauf ein.

Wie oft kann nun das ♀ die Kopula vornehmen? Im allgemeinen leben die beiden Gammariden 9—10 Monate; die Tiere vom Jahre vorher starben bis Mai, Juni alle ab. Die 1. Häutung der jungen Flohkrebse findet nach 5—7 Tagen statt; für die nächsten Häutungen verlängert sich der Zwischenraum allmählich auf ca. 9—14 Tage. Nach ungefähr 8—10 Häutungen tritt die Geschlechtsreife ein. Im Mittel wird dann ein Tier nach 3—4 Monaten geschlechtsreif. Diese Zeitspanne ist auch von anderen Autoren (Haempel, 1908; Sexton, 1928) angegeben worden. Da die Tragzeit von Eiablage bis zur Eiablage mit kurzer Unterbrechung etwa 3—4 Wochen dauert — zum Herbst hin etwas länger —, kann 1 ♀ 6—9mal zur Fortpflanzung schreiten. Die Zeiten sind sehr stark temperaturbedingt und sind deshalb großen Schwankungen unterworfen.

3. Die Vorkopula.

Sehr häufig trifft man in der Fortpflanzungszeit bei den Flohkrebsen 2 Tiere derart zusammen schwimmend an, daß dabei das eine gleichsam auf dem Rücken des anderen reitet. Das Tier in Reiterstellung ist das ♂, das Tier unter ihm das ♀. Die ganze Zeit des Zusammenschwimmens, vom Ergreifen bis zur Kopula, sei Vorkopula oder Präkopula genannt. Für die eigentliche Kopula erscheint die Vorkopula insofern von Bedeutung, als sie ein Zusammenbleiben der beiden Geschlechter über die Häutungszeit hinaus bis zum Augenblick der Kopula sichert.

Das ♂ ergreift fast immer ein kleineres ♀; nur ganz vereinzelt wurde beobachtet, daß das ♂ gleich groß, noch seltener, daß es kleiner war.

In der Reiterstellung trägt das ♂ das ♀ schwimmend mit sich umher. Beide Tiere haben dabei die Köpfe gleichgerichtet. Ausnahmsweise kann das ♂ das ♀ zunächst in umgekehrter Körperrichtung ergreifen, dann läßt es aber bald wieder das ♀ los und sucht seine falsche Stellung zu korrigieren. Das ♀ läßt sich zwar, ohne im allgemeinen an der Bewegung aktiv teilzunehmen, vom ♂ herumschleppen, unterstützt jedoch von Zeit zu Zeit dessen Schwimmbewegungen. BLEGVAD (1922) hat p. 31 *G. locusta* in Reiterstellung abgebildet. Nach seiner Darstellung schwimmen ♂ und ♀ mit schwach gekrümmtem Körper umher. Bei *G. pulex* und *C. Roeselii* ist das Abdomen des ♀ noch mehr zum Körper herangebogen, so daß für den Pleopodenschlag gerade genug Spielraum bleibt, um einen Atemwasserstrom zu unterhalten. Ab und zu geht dann das

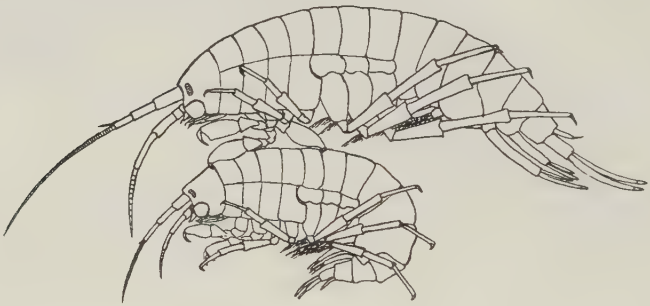

Fig. 20. *G. pulex*, ♂ und ♀, in Reiterstellung (schematisch).

♀ in eine gestrecktere Lage über und hilft dem ♂ durch kräftigen Pleopodenschlag bei der Vorwärtsbewegung (Fig. 20).

Festgehalten wird das ♀ durch das erste Gnathopodenpaar des ♂. Der eine Gnathopod — meist der linke — hakt vorn zwischen dem Kopfbruststück und dem 2. Segment ein, der andere Gnathopod mit der Dactylusspitze nach vorn zwischen dem 6. und 7. Segment. Der kräftige Borstenbesatz und die Stacheln an der Palma und dem Hinterrand des Propodus geben den Gnathopoden besseren Halt auf den glatten Tergiten des ♀. *G. pulex* scheint sein ♀ fester zu halten als *C. Roeselii*. Schon bei geringen Störungen gibt das *C. Roeselii*-♂ sein ♀ frei, während ich *G. pulex*-Pärchen in Reiterstellung abtöten konnte, ohne daß sich die Tiere trennten.

Die Einnahme der Reiterstellung beansprucht nur sehr wenig Zeit. Innerhalb weniger Sekunden ist ein ♀ ergriffen und in die

richtige Lage gebracht. Anzeichen für ein Aufsuchen der ♀ durch die ♂ liegen nicht vor. Es scheint, als ob die Vereinigung von einem zufälligen Zusammentreffen der Geschlechter abhängt [1]). Kommt das ♂ dem ♀ so nahe, daß es dieses mit den Antennen berührt, so schwimmt es mit wenigen kräftigen Pleopodenschlägen fast sprungartig auf das ♀ zu, um es zu erfassen, und hierbei werden wohl dem ♂ seine besonders zahlreichen Sinnesorgane von Vorteil sein. Das ♀ versucht zu entkommen, wird aber meist vom ♂ mit dem Gnathopoden am Abdomen gepackt, indem sich die Dactyli an den Extremitäten, Epimerialplatten oder anderen Halt gebenden Körpervorsprüngen festklammern. Unter heftigen Pleopoden- und Uropodenschlägen — es folgen wenige, aber äußerst kräftige Schläge der Pleopoden hintereinander — schiebt das ♂ das ♀ unter seinem Körper entlang nach hinten. Dabei wirken sämtliche Brustfußpaare mit, so daß das ♀ immer von einigen Füßen gehalten wird, während die anderen weiter vorn anpacken. Zum Schlage werden die letzten Uropoden des ♂ auseinandergespreizt; durch ihren dichten Fiederborstenbesatz wird die wirksame Fläche bedeutend vergrößert. Während des ganzen Vorganges bleiben die Tiere annähernd an der gleichen Stelle liegen.

Ist das ♀ vom ♂ weit genug nach hinten geschoben, so daß dessen Gnathopoden die vorderen Brustsegmente erreichen können, so wird es unter dem ♂ rechtwinklig gedreht. Die Tiere nehmen nun eine etwa ⊤-förmige Stellung ein. Das Kopfbruststück des ♂ befindet sich dicht über den vorderen Brustsegmenten des ♀, der übrige Teil des Körpers steht weit von dem des ♀ ab. Die Antennen — vor allem die zweiten — umgreifen den Thorax und betrommeln ihn heftig. Gehalten wird jetzt das ♀ von den Antennen und von fast allen Brustfußpaaren. Nun hakt das ♂ einen seiner ersten Gnathopoden — meist den linken — zwischen Kopfbruststück und 2. Segment, den anderen zwischen 6. und 7. Segment ein. Hierbei werden die Endglieder der 1. Gnathopoden, die zur Basis hin eingeknickt sind, um fast 90° nach außen gedreht, so daß sich ihre Dactyli gerade über den entsprechenden Segmentgrenzen befinden. Nach der Einhakung wird das ♀ aus der ⊤-förmigen Lage zurück in die Schwimmlage gebracht, wodurch die Endglieder des vorn eingehakten Gnathopoden wieder annähernd in ihre gewöhnliche Lage zum Basalabschnitt kommen, während die

1) Holmes kommt in seiner Arbeit (1903) zu ähnlichen Ergebnissen.

des anderen Gnathopoden fast um 180° nach außen und hinten gedreht sind.

Während der Vorkopula sind Unterschiede im Pleopodenschlag vorhanden, wenn die Tiere nicht gerade umherschwimmen. Beim ♂ schlagen die Pleopoden meist nicht so gleichmäßig zusammen wie beim ♀; der Schlagrhythmus ist verlangsamt; in der Minute erfolgen etwa 170 Schläge. Durch eingeschaltete Pausen kann die Zahl bis auf 40 Schläge in der Minute sinken. Beim ♀ steigert sich die Schlagzahl auf 250—280 in der Minute, ohne daß größere Ruhepausen eintreten. Bei ♂, die kein ♀ in Reiterstellung genommen haben, ist der Pleopodenschlag wesentlich regelmäßiger, aber auch hier wird die hohe Schlagzahl der weiblichen Pleopoden nicht erreicht.

Ein Betrommeln der ♀ mit den Antennen findet während der Reiterstellung wohl statt, aber nicht sehr häufig. Viel öfter beobachtete ich, daß die 2. Gnathopoden mit ihrem dichten Borstenbesatz auf den Seiten der Tergiten der Brustringe herumrieben, oder daß die 2. Antennen des ♀ von dem Dactylus der Gnathopoden des ♂ ergriffen wurden, und daß sie an diesen schnell mehrere Male bis zum Geißelende herunterstrichen.

♀, die den ♂ in der Reiterstellung starken Widerstand entgegensetzen, werden aufs neue in die ⊤-förmige Lage gebracht, heftig mit den Antennen betrommelt — gleichzeitig schlagen die Pleopoden kräftig — und nach kurzer Zeit wieder in die Schwimmlage zurückgedreht.

Wurden die Tiere zufällig oder absichtlich in der Reiterstellung getrennt, so ergriff das ♂ das ♀ sehr bald wieder, mitunter noch innerhalb einer halben Minute. Je öfter man dasselbe Paar trennte, desto länger dauerte die Wiedereinnahme der Reiterstellung. Im allgemeinen nehmen die ♂ zur Reiterstellung nur ♀ an, die weder Eier noch Brut im Marsupium tragen. Man findet aber hier im Berliner Gebiet gar nicht selten Pärchen, bei denen der Brutraum des ♀ Eier oder Embryonen enthält. Diese entstammen einer Kopula mit einem anderen ♂, die mindestens 8—12 Tage zurückliegt. Häutung und neue Kopula erfolgen dann 1—3 Tage nach der Entlassung der Brut aus dem Marsupium. Kurz nach der Kopula wird das ♀ frei gelassen und von demselben ♂ nicht mehr beachtet. Ich habe nie beobachtet, daß ein Pärchen nach der Kopula noch wochenlang zusammen umherschwimmt, wie es HAEMPEL angibt. (Schon BLEGVAD tritt dieser Ansicht HAEMPEL's entgegen.) Vielmehr werden gleich-

zeitig mit der Weiterentwicklung der Eier im Brutraum neue Eier im Ovar vorgebildet. Bevor diese Eier nicht eine gewisse Reife erlangt haben, verhält sich das ♀ dem ♂ gegenüber ablehnend.

Über die Dauer der Vorkopula liegen schon Beobachtungen von Haempel und Sexton vor. Danach ergibt sich eine gewisse Abhängigkeit von der Temperatur. Bei niedriger Temperatur verlängert sich die Zeit der Vorkopula für beide Arten bis auf 10 Tage, bei höherer Temperatur im Sommer kann die Vorkopula nach 5 oder noch weniger Tagen schon beendet sein. Im allgemeinen dauert sie im Sommer 5—7 Tage, bei ♀ mit Brut naturgemäß länger. Als kürzeste von mir beobachtete Vorkopula kann ich die Zeitdauer von 2 Tagen angeben. Die Temperatur in den Gefäßen, in denen ich diese Pärchen hielt, lag zwischen 20° und 22° — außerdem waren diese Tiere lange Zeit nicht in Kopula gewesen, da ich ♂ und ♀ voneinander isoliert hatte.

Mitunter versuchen auch ♂, die sich nicht in Reiterstellung befinden, das ♂ eines Pärchens zum Loslassen zu bewegen. Sie greifen das ♂ mit heftigen Uropodenschlägen an, während ihre Gnathopoden das ♀ nach einem Halt abtasten. Meist behält aber das 1. ♂ die Oberhand, nur einmal beobachtete ich, wie ein sehr kräftiges ♂ das ♀ seinem Partner entriß.

Häufiger kommt es auch vor, daß ein ♂ ein anderes ♂ ergreifen will und erst durch die heftige Gegenwehr des anderen Tieres zum Loslassen veranlaßt wird. Beide Tiere können sogar längere Zeit zusammen umherschwimmen, ehe sie sich trennen. Die 2. Antennen der ♂ (Fig. 1 u. 3) tragen einen sehr kräftigen Sinnesborstenbesatz, der beim Erkennen der ♀ vielleicht eine Rolle spielt. Sofern man aus dem Verhalten der ♂ Schlüsse ziehen darf, werden die ♀ durch das Betasten und Betrommeln mit den Antennen und an der schwachen Gegenwehr erkannt. Wehrt sich das ♀ im Anfang sehr heftig, so wird es wie ein ♂ behandelt und bald wieder frei gelassen.

Die große Bedeutung der Reiterstellung liegt darin, daß durch die ständige Anwesenheit des ♂ der Zeitpunkt der Häutung und die anschließende Eiablage nicht versäumt werden kann. Da die Eier außerhalb des Körpers befruchtet werden, muß die Spermaübertragung kurz vor, während oder nach dem Eiaustritt vorgenommen werden, wenn eine Befruchtung erfolgen soll. Die Möglichkeit der Begattung beschränkt sich somit auf die wenigen Stunden vor, während und nach der Häutung.

4. Die Häutung des Weibchens und der Austritt der Eier.

Vor der Häutung, die die Vorkopula beendet und zur eigentlichen Kopula überleitet, wird das ♀ sehr unruhig. Es krümmt den Körper stark zusammen und streckt ihn dann wieder, zieht dabei häufiger das Kopfbruststück bauchwärts, um eine Sprengung des Panzers auf dem Rücken herbeizuführen. Die Streckung des Körpers, das Anziehen des Cephalothorax und damit abwechselnd die Krümmung des Körpers machen den Eindruck einer über das Tier verlaufenden Wellenbewegung. Diese Bewegungen treten schon Stunden vor der Häutung auf. Eine Hilfeleistung seitens des ♂ ist dabei nicht zu beobachten. Das ♂ sucht nur das ♀ kurz vor der Häutung vor Störungen zu bewahren und schwimmt deshalb sehr schnell und fast gradlinig von einer geschützten Stelle zur anderen, wenn es sich nicht überhaupt mit ihm verborgen hält.

Die Häutung geht so vor sich, daß zuerst ein Riß auf dem Rücken zwischen Cephalothorax und erstem freien Segment entsteht. Sofort nach der Rißbildung zieht das ♀ das Kopfbruststück aus dem alten Panzer heraus, während auf der Ventralseite der gehäutete Teil des Panzers mit dem ungehäuteten zunächst noch fest verbunden bleibt. Einen Augenblick später bildet sich dann durch ein paar ruckartige Bewegungen zwischen den Epimerialplatten des 2.—6. Segmentes jederseits ein weiterer Riß, der dem ♀ ermöglicht, sich von dem Rest des Panzers zu befreien.

Die ganze Häutung dauert nur wenige Sekunden. Recht auffallend ist der Farbenunterschied, der zwischen dem gehäuteten und dem ungehäuteten ♀ besteht. Das gehäutete ♀ sticht durch sein glasiges, fahles Aussehen, das die meisten inneren Organe durchschimmern läßt, sehr deutlich vom ungehäuteten ♀ ab. Den gleichen Unterschied in der Färbung zeigt natürlich auch das ♂ gegenüber seinem frisch gehäuteten ♀; dadurch hat man ein gutes Kennzeichen für die bevorstehende Kopula.

Nach der Häutung findet man zusammenhängende Panzer im Gefäß liegen. HAEMPEL behauptet irrtümlich, daß die ♀ der beiden Gammariden den hinteren Teil der Körperhaut zuerst abwürfen und dann in Doppelfärbung, das Abdomen weißgrau, die vordere Körperhälfte gelblich, umherschwämmen. Dem widerspricht schon die Tatsache, daß man nur zusammenhängende Panzer in den Zuchtgläsern findet. Außerdem erwähnen alle Autoren, die bisher die

Häutung bei Gammariden beobachtet haben, — besonders Sexton mit vielen Abbildungen (1923—1925) — daß der Cephalothoraxpanzer zuerst abgestreift wird.

Das ♂ scheint dem ♀ bei der Befreiung vom alten Panzer nicht zu helfen. Während der ganzen Häutung läßt es das ♀ nicht einen Augenblick frei. Während das ♀ sich vom Cephalothoraxpanzer löst, bleibt das ♂ an der Rißstelle und zwischen dem 6. und 7. Segment angeklammert. Wird die übrige Haut abgestreift, so verliert der hintere Gnathopod des ♂ für kurze Zeit seinen Halt, hakt aber, nachdem die Haut abgeworfen ist, sofort wieder ein. Während der Häutung des hinteren Körperabschnittes wird also das ♀ nur vorn zwischen Cephalothorax und 2. Segment gehalten.

Bei den ♀ beider Gammariden findet demgemäß vor jeder Kopula eine Häutung statt. Dies sind die einzigen Häutungen, die das ♀ während der ganzen Legezeit durchmacht. Zwischenhäutungen, die nach der Entlassung der Jungen die Brutplatten rückbilden und die Oviduktmündung verkleinern, — wie bei den Asseln (Maercks, 1930) — gibt es bei den Gammariden nicht; es folgt im Sommer eine Brutperiode auf die andere. Nur unter anormalen Verhältnissen, wenn man ♀, die trächtig waren, mehrere Monate an der Kopula hindert, wird eine Häutung eingeschoben, die unbeborstete Oostegiten liefert, oder es werden nach der nächsten Häutung Eier in den Brutraum entlassen, die ohne Befruchtung bald zerfallen. In diesem Falle sind die Oostegiten beborstet.

Der Austritt der Eier erfolgt etwa 3—4 Stunden nach der Häutung. Diese Zeit wird nicht immer genau eingehalten, häufig erscheinen die Eier auch schon früher; der schnellste von mir beobachtete Austritt lag aber nicht vor $1^1/_2$ Stunden nach der Häutung. Die Ovarien des ♀ schimmern zu beiden Seiten als breite dunkle Bänder durch, die rosenkranzartig eingeschnürt sind. Betrachtet man das ♀ von oben, so sieht man ebenfalls beide Ovarien dunkel durchscheinen. Man kann vor dem Austritt deutlich einzelne Eier im Ovar unterscheiden. Während die Eier in den Brutraum treten, zeichnet sich der Ovidukt als dunkler Strang ab. Beim Passieren der engen Oviduktmündung wird die Form der Eier nicht unwesentlich geändert. Sie nehmen während des Durchtritts durch die kleine Öffnung eine biskuitförmige Gestalt an, um sich erst im Brutraum zur Kugelform abzurunden. Von dem Eileiter jeder Seite werden die Eier, die in eine schleimige Masse eingehüllt sind, gleichzeitig in den Brutraum entlassen. Für die Verteilung der austretenden

Eier ist die Schrägstellung des letzten am gleichen Körpersegment stehenden Brutplattenpaares wichtig. Die Eistränge beider Ovidukte gleiten auf den Oostegiten aufeinander zu, vereinigen sich in der Mitte und werden von den nachdringenden Eiern nach vorn in den Brutraum geschoben. Anscheinend ist das schleimige Sekret, das die Eier zusammenhält, wasserlöslich, denn nach einigen Tagen ist es vollkommen aus dem Brutraum verschwunden. Della Valle (1887—1889 u. 1893) schildert den Austritt der Eier bei *G. pungens* in der gleichen Weise.

Für die richtige Verteilung der Eimasse sorgt das ♀ durch schwaches seitliches Zusammenpressen des Brutraums. Im Anfang finden diese Bewegungen etwa alle 2 Sekunden statt, später, wenn der Brutraum nahezu gefüllt ist, etwas rascher. Die Beine und Epimerialplatten beider Seiten nähern sich einander und schieben dadurch die Brutplatten noch etwas weiter als bisher übereinander. Auf diese Weise wird der Brutraum verkleinert, die Eier werden ein wenig gehoben und nach vorn verlagert, können freilich, wenn der Druck nachläßt, wieder zurückweichen.

Außer durch diese seitliche Zusammenpressung des Brutraums sucht das ♀ die richtige Verteilung der Eier noch durch Druck von unten her gegen das Marsupium zu fördern. Es biegt in größeren Abständen den Körper zusammen und drückt mit den Pleopoden langsam gegen die Oostegiten. Dadurch werden die Eier kräftig gehoben und nach vorn bewegt. Die Wirkung ist eine ungleich größere als bei der vorigen Bewegung. Wird der Pleopodenschlag beschleunigt, so werden die Eier schnell hin und her bewegt. Das schleimige Sekret wird auf diese Weise schneller aus dem Brutraum beseitigt.

Nach etwa 30 Minuten ist der Eiaustritt beendet.

5. Die eigentliche Kopula.

Wenn das ♀ die Häutung beendet hat, beginnt das ♂, sich auf die Kopula vorzubereiten. Der Pleopodenschlag, der vorher ziemlich gleichmäßig — etwa 170 Schläge in der Minute und darunter — erfolgte und nur hin und wieder für wenige Sekunden unterbrochen wurde, beginnt unregelmäßig zu werden. Mitunter liegt das 1. Pleopodenpaar bis zu 35 Sekunden bewegungslos an der Ventralwand des Körpers, während das 3. Pleopodenpaar zuckende Bewegungen macht und das 2. fast bewegungslos verharrt. Es können auch alle 3 Pleopoden geschlossen am Körper entlang gehalten werden. Dann er-

folgen wieder einige Schläge der 3 Pleopodenpaare zusammen, die mit Pausen von verschiedener Länge abwechseln. So beobachtete ich folgende Zeiten für den Schlagrhythmus:

Aussetzen des Pleopodenschlages	Einsetzen des Pleopodenschlages
8 Sek. lang	2—3 Sek. lang
6,5 „ „	2—3 „ „
10 „ „	5 „ „
9,5 „ „	etwas länger
4 „ „	2—3 Sek. lang
16,5 „ „	etwas länger
21 „ „	
14 „ „	durch wenige langsame
18 „ „	Schläge unterbrochen
25 „ „	
fast 35 „ „	ca. 8 Sek. lang
21 „ „	etwas länger.
35 „ „	

In den Pausen werden die Pleopoden von Zeit zu Zeit durch die 2. Gnathopoden gründlich gesäubert. Das führte mich im ersten Augenblick zu der Annahme, daß eine Verteilung des Spermas auf den Pleopoden stattfinde, da deren Basipoditen distal bis unter die Genitalpapillen reichen; ich habe aber weder vor noch während noch nach der Samenübertragung Sperma auf den Pleopoden nachweisen können. Demnach scheint der Hauptzweck dieser Tätigkeit der Gnathopoden die Sauberhaltung der Pleopoden für die Kopula zu sein.

Die 1. Kopula findet bei beiden Gammariden fast stets vor Austritt der Eier statt. Dann folgen noch mehrere Begattungen während und nach Erscheinen der Eier. Ganz selten fällt eine der Spermaübertragungen aus, meist die, die während des Eiaustritts erfolgt. Im allgemeinen schreitet das ♂ innerhalb der ganzen Kopula 3 bis 4mal zur Begattung. Ausnahmsweise kann die Begattungszahl bis auf sieben anwachsen. Der Zeitpunkt, wann vor oder nach Eiaustritt die Samenübertragung stattfindet, ist großen Schwankungen unterworfen. Die einzelnen Begattungen sind jedoch durch mindestens einhalbstündige Pausen voneinander getrennt. Nur wenn die Zahl der Samenübertragungen eine größere ist, können die Begattungen schneller aufeinander folgen.

Die 1. Spermaübertragung wird frühestens 1 Stunde nach der Häutung vorgenommen. Dazu dreht das ♂ das ♀ unter sich um einen spitzen Winkel, der zwischen 25° und 50° schwankt. Sein Kopf befindet sich auf dem Rücken des ♀ etwa über dem 3.—5. Segment. Die Antennen des ♂ umgreifen das ♀ und wirken bei der Drehung mit. Sie gehen dabei strahlenförmig auseinander, so daß die eine 1. Antenne zwischen den weiblichen Fühlern liegt, die beiden 2. und die andere 1. Antenne den Thorax des ♀ umfassen. Von Zeit zu Zeit lassen die beiden 1. Gnathopoden los, um seitlicher am ♀ einzuhaken. Hierbei werden sie durch die anderen Thorakopoden unterstützt. Besonders die 2. Gnathopoden klammern sich an den Epimerialplatten einer Seite fest und versuchen das ♀ anzuheben (Fig. 21).

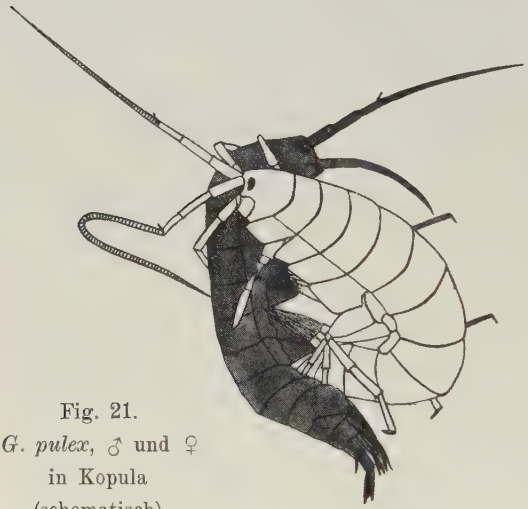

Fig. 21.
G. pulex, ♂ und ♀ in Kopula (schematisch).

Das ♀ wird also zur Einnahme der Kopulationsstellung seitlich aus der Schwimmrichtung herausgebracht und außerdem um die Längsachse gedreht, jedoch nicht soweit, daß sich die Bauchseiten von ♂ und ♀ genau gegenüber stehen. Dabei kann das ♀ entweder seitlich oder mit dem Rücken auf dem Boden liegen; das ♂ steht im spitzen Winkel darüber. Ausnahmsweise liegt auch das ♂ auf dem Rücken und hält das ♀ schräg über sich. Die Haltung der Tiere zueinander bleibt dabei jedoch immer fixiert, ganz gleich wie sie auch liegen mögen.

Wenn das ♂ zur Begattung übergeht, streckt das ♀ den Thorax gerade aus, der Cephalothorax wird etwas angezogen, und die 5 letzten Abdominalsegmente sind gekrümmt. Die Pleopoden des ♀ hören auf zu schlagen und werden zwischen die Uropoden zurückgenommen, um das ♂ nicht bei der Begattung zu hindern. Findet nicht sofort eine Samenübertragung statt, d. h. gelingt es dem ♂ nicht sogleich, in günstige Kopulationsstellung zu kommen, so setzt der Pleopoden-

schlag beim ♀ wieder ein. Will das ♂ dann zur Spermaübertragung schreiten — weil es die Begattungsstellung inzwischen erreicht hat —, so hält es mit dem 8. Thorakalbein einer Seite die Pleopoden des ♀ fest. Im gleichen Augenblick weichen beim ♀ die Basen des 6. und 7. Thorakopoden auseinander und geben den Zutritt zum Brutraum frei. Jetzt legt das ♂ seine Pleopoden pinselförmig zusammen und stößt sie mit kräftigen Bewegungen dem ♀ in den Brutraum. Die Pleopoden gleiten dabei am Körper des ♀ entlang; ihre Spitzen dringen durch die Lücken zwischen der letzten Brutplatte und dem Körper oder zwischen letzter und vorletzter Brutplatte ein. Der Stoß kommt durch Vorbiegen der die Pleopoden tragenden Körpersegmente und durch Vor- und Rückbewegung des Abdomens zustande. In der Sekunde stößt das ♂ 2 mal zu; im Ganzen folgen 8—14 Stöße aufeinander. Ständig bleibt dabei der Körper des ♂ weit vom ♀ abgebogen, so daß eine direkte Anheftung des Spermas durch die Genitalpapillen bei ihrer Kürze nicht möglich ist.

Nach kurzer Pause, die mit Reinigungsbewegungen ausgefüllt wird, nimmt das ♂ eine neue Spermaübertragung vor und dann nach weiteren 4 oder 5 Sekunden noch eine 3. Die Zahl der Stöße verringert sich zum Schluß der Begattungsfolge. Mitunter bleiben auch die Reinigungsbewegungen aus. Der ganze Vorgang dauert etwa 20—25 Sekunden.

Während der Pleopodenstöße tritt das Sperma aus den Genitalpapillen aus. Wegen der Kleinheit des Objekts läßt sich der weitere Weg, den das Sperma nimmt, nicht selbst beobachten. Man geht aber wohl mit der Annahme nicht fehl, daß das Sperma auf den Pleopoden zum Brutraum gleitet und hier von den seitlich eindringenden Pleopodenspitzen — entsprechend der winkligen Stellung des ♂ zum ♀ — in der Nähe des Ovidukts festgedrückt wird [1]). Tötet man nämlich Pärchen während der Samenübertragung in heißem Sublimat ab, so findet man an den Genitalpapillen 2 lange Stränge hängen, die aus einem durchsichtigen Sekret bestehen und in großer Zahl Spermatozoen enthalten (Fig. 23). Auch auf der Innenseite und an den Borsten der beiden letzten Oostegitenpaare des ♀ sitzt dieselbe Spermamasse unregelmäßig verteilt. Häufig sind auch hier die langen Stränge, die von den Genitalpapillen austreten, noch deutlich

1) Ein direktes Überspitzen des Spermas von den Genitalpapillen zum Brutraum ist schon wegen der Entfernung zwischen beiden Teilen nicht möglich. Außerdem läßt auch die Stellung der unbeweglichen Genitalpapillen — rechtwinklig zur Längsrichtung des Körpers — diese Übertragungsweise nicht zu.

zu erkennen, während die übrige Spermamasse zusammengeballt ist (Fig. 22). Schon Della Valle gibt eine Zeichnung wieder (1893, tab. 50, fig. 3), die Sperma auf einem der letzten Oostegiten darstellt.

Es kommt also nicht zur Ausbildung von Spermatophoren und zur Aufnahme des Spermas in die Oviduktmündung, wie Haempel behauptet, sondern die Befruchtung findet außerhalb des Körpers im Brutraum statt. Den Befruchtungsvorgang selbst, d. h. das Eindringen der Spermatozoen in das Ei und die weitere Entwicklung der Eier habe ich nicht beobachtet. Nähere Angaben darüber finden sich bei Della Valle. Danach besitzt das Ei vor der Befruchtung nicht die „Spur" eines Choriums; die Spermatozoen, die von dem Schleim, der die Eier einhüllt, aufgenommen werden, haben keine Schwierigkeit, in diese einzudringen. Bei befruchtungsreifen Eiern habe ich ebenfalls kein Chorium finden können. Zerdrückt man nämlich fixierte Eier dieses frühen Stadiums, so bröckeln sie in viele Teile auseinander, ohne daß irgendeine Hülle zu bemerken ist. Sofort nach der Befruchtung setzt die Bildung der Eihaut ein (vgl. auch Della Valle, 1893). Dieselben Bewegungen, die für eine günstige Verteilung der Eier im Brutraum sorgen, durchmischen auch Sperma und Eier.

Fig. 22. Sperma, das vom letzten Oostegiten eines *G. pulex*, ♀, abgelöst wurde (Leitz 4 : 3), ca. 80fach, darüber einige Spermatozoen stärker vergrößert (Leitz 4; 6).

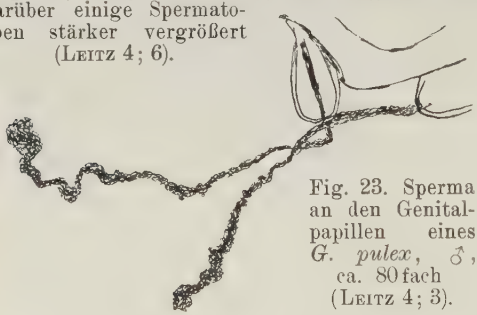

Fig. 23. Sperma an den Genitalpapillen eines *G. pulex*, ♂, ca. 80fach (Leitz 4; 3).

B. Die Brutpflege.

1. Der Bau des Brutraums.

Allen Gammariden ist im weiblichen Geschlecht der Besitz eines Brutraums oder Marsupiums eigentümlich, in dem sich die Entwicklung der Eier vollzieht. Das Marsupium wird aus 4 Paar beborsteten Oostegiten gebildet, die an den Epimerialplatten des 3.—6. Körper-

segmentes jeder Seite ansetzen. Sie lassen zwischen sich mehr oder weniger große Lücken frei, die durch Borstenbesatz reusenartig verschlossen werden (Fig. 24).

Die 4 Oostegiten unterscheiden sich wesentlich in Form und Größe. Am längsten und breitesten ist der 1. Oostegit. Der 2. Oostegit erreicht fast die gleiche Länge, aber nur etwa $^3/_4$ der Breite des vorigen. Noch kürzer und schmaler sind der 3. und 4. Oostegit. In den Figg. 49—52 sind die 4 Brutplatten eines ♀, das bereits Brut getragen hat, dargestellt. Den Größenverhältnissen entsprechend nimmt den stärksten Anteil an der Bildung des Brutraums das 1. Oostegitenpaar. Die beiden Brutplatten dieses Paares sind muschel-

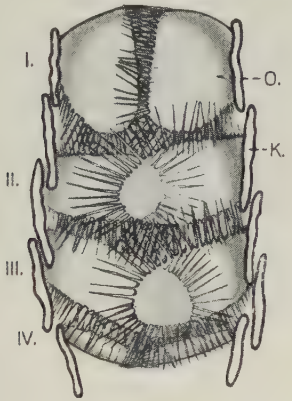

Fig. 24. Brutraum eines ♀ von *G. pulex*, von unten betrachtet. *I., II., III., IV.* 1.—4. Oostegiten tragendes Segment. *O* Oostegiten. *K* Kiemenanschnitt als Begrenzung (etwas schematisiert).

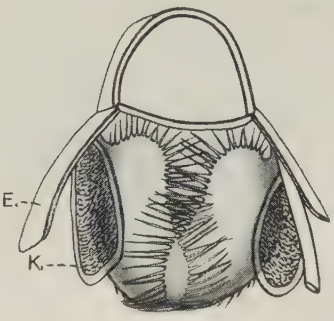

Fig. 25. Vorderer Teil des Brutraums eines *G. pulex*, ♀, von vorn gesehen. *K* Kiemen. *E* Epimerialplatten (etwas schematisch).

artig gewölbt, so daß dadurch ein vorderer und zum Teil auch ein unterer Abschluß des Brutraums zustande kommt (Figg. 24 u. 25). Die Oostegiten des 2. und 3. Paares, die schwach löffelartig gebogen sind, verlaufen etwa senkrecht nach unten an den Epimerialplatten entlang und biegen allmählich zur Wagerechten um. Dadurch findet der Brutraum im mittleren Teil eine Begrenzung nach der Seite und nach unten. Die Enden der 2. und 3. Oostegiten überschneiden sich in der Mitte des Marsupiums. Seitlich überdecken ihre Borsten die Lücken vollständig, die zwischen den Oostegitenpaaren liegen, so daß keine Eier herausfallen können (Fig. 24; *II* u. *III*). Das letzte Brutplattenpaar schließt den Brutraum nach hinten ab. Es steht fast im rechten Winkel zu den anderen Brutplatten (Fig. 24; *IV*). Auch

dieses Oostegitenpaar überdeckt sich etwas in der Mitte. Unterstützt wird die seitliche Begrenzung des Marsupiums von den Epimerialplatten der entsprechenden Segmente. Nach oben zu dient die Ventralwand des Körpers als Abschluß.

2. Die Weitung des Marsupiums durch das Heranwachsen der Brut und das Ausstoßen von Embryonen.

Die Gestalt und Größe des Marsupiums ändert sich mit der Entwicklung der Brut. Während kurz nach der Eiablage die Brutplatten dicht aneinander gelagert sind, sich mit ihren Enden weitgehend überdecken und seitlich nur schmale Zwischenräume zwischen sich lassen, weichen sie mit der Entwicklung der Eier immer weiter auseinander. Fig. 25 zeigt von vorn den Brutraum eines ♀ mit Eiern in den 1. Entwicklungsstadien; Kopfbruststück und 2. Segment sind entfernt, alle inneren Organe in der Zeichnung nicht wiedergegeben. Die Brutplatten schieben sich hier deutlich übereinander. In Fig. 24 ergibt sich ein ganz anderes Bild. Das 1. Brutplattenpaar überdeckt sich nicht, es klafft zwischen beiden Brutplatten eine Lücke. Diese Figur stellt den Brutraum eines ♀ dar, der Embryonen kurz vor der Sprengung der Eihaut enthielt. Befinden sich Junge im Brutraum, so nimmt das Marsupium naturgemäß noch mehr an Größe zu. In diesem Stadium springt das Marsupium — von der Seite betrachtet — weit nach unten vor (Fig. 26); seine untere Grenze — wiedergegeben durch die ausgezogene bzw. punktierte Linie — überschreitet beträchtlich die Epimerialplatten. Kurz nach der Eiablage ist das Marsupium nicht halb so groß. Die durchschimmernden Eier, die die Größe des Brutraums andeuten, liegen dann noch innerhalb der unteren Epimerialplattenränder. In Fig. 26 gibt die gestrichelte Linie die Umrisse des Brutraumes an, wenn er mit Eiern gefüllt ist.

Zu einem Ausstoßen von Eiern oder Embryonen kommt es, abgesehen von pathologischen Fällen, nicht, da sich der Brutraum durch die allmähliche Weitung dem wachsenden Inhalt anpaßt. Die Eizahl schwankt für gleiche Größen um einen mittleren Wert. Kleine ♀ tragen weniger Eier, große ♀ mehr im Brutraum. So fand ich bei ♀ von

8	mm	Größe	8—10	Eier
9	„	„	10—14	„
10	„	„	15—20	„
11	„	„	bis 30	„

bei größeren ♀ mehr als 30 Eier im Durchschnitt. Bei einem 12,5 mm großen ♀ betrug die Zahl der Eier 41. Haempel (1908) gibt als Höchstzahl bei seinem Material aus München (?) 62 Eier an; die Größenangabe des Tieres fehlt. Die Werte gelten für *G. pulex* und *C. Roeselii*. Irgendwelche zahlenmäßigen Unterschiede zwischen beiden Arten zeigen sich nicht. Untersucht man ♀ mit Eiern in fortgeschrittener Entwicklung, so kommt man auf die gleichen Zahlenwerte, wie sie oben angegeben sind. Auch die Zahl der Jungen stimmt, soweit diese nicht vor Abtötung der ♀ den Brutraum verlassen haben, mit der der Eier überein.

Haempel gibt für beide Gammariden eine Reduktion von 2—3 % an, d. h. von 30—50 Eiern wird ein Ei ausgestoßen. Eine derart geringfügige Reduktion kann für die Schaffung von Raum zur Entwicklung der übrigbleibenden Jungen keine Bedeutung haben. Sie kann sich auch ebenso gut durch Fehler in der Zählmethode ergeben haben, da die Eizahl bei beiden Gammariden doch nicht so konstant ist, um 2- oder 3 %ige Reduktionen daraus herleiten zu können. Man muß aber zugeben, daß hin und wieder ein Ei in Zerfall gefunden wird, bei dem aus irgend einem Grunde die Befruchtung nicht stattgefunden hat.

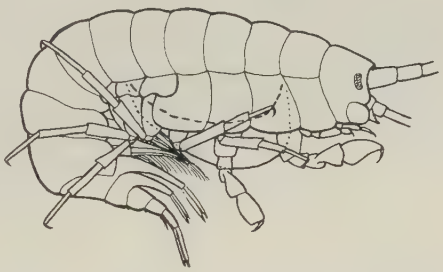

Fig. 26. Umriß des Brutraums eines *G. pulex*, ♀; punktiert bzw. ausgezogen mit Jungen, gestrichelt mit Eiern (schematisch).

Nach Sprengung der Eihaut, die bei den einzelnen Embryonen nicht zu gleicher Zeit erfolgt, verbleiben die Jungen gewöhnlich noch 1—2 Tage im Brutraum. Sie verlassen ihn dann allmählich, so daß das Marsupium innerhalb weniger Stunden geleert ist. In der Regel wird das Marsupium von den Jungen nicht wieder aufgesucht.

3. Die Durchlüftung des Brutraums.

Um das Sauerstoffbedürfnis der sich im Brutraum entwickelnden Eier zu befriedigen, werden sie von einem ständigen Wasserstrom umspült. Diese Aufgabe übernimmt der Atemwasserstrom, der gleichzeitig die Kiemen, die am 3.—8. Segment sitzen, — also zum Teil an denselben Segmenten wie die Brutplatten — mit frischem Wasser versorgt. Durch den Pleopodenschlag wird ein Hauptwirbel dicht

vor den Uropoden erzeugt, auf den alles Wasser zuströmt (Fig. 27). Das Wasser streicht also von vorn her an den Kiemen vorbei und tritt auch vorn in den Brutraum ein. Die Pleopoden wirken bei ihrem Schlag wie 3 Paar gewaltige Ruder. Der Stamm des rechten Pleopoden ist fest mit dem des linken zusammengehakt, um einen gemeinsamen Schlag zu gewährleisten. Jeder Ast ist dicht mit Borsten besetzt, auf jedes seiner zahlreichen Glieder kommen 2 Borsten, die sich gegenüberstehen. Die Borsten selbst tragen wieder eine dichte Befiederung, so daß eine einheitliche Ruderfläche

Fig. 27. Verlauf der Wasserströmungen bei einem *G. pulex*, ♀. Die gestrichelten Pfeile geben die Strömung durch den Brutraum an (schematisch).

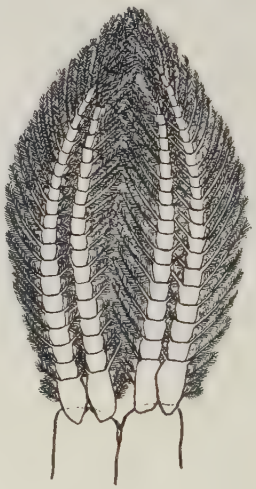

Fig. 28. Ein Pleopodenpaar von *C. Roeselii*, eine einheitliche Ruderfläche darstellend.

zustande kommt (Fig. 28). Die Schlagwirkung der 3 Pleopodenpaare ist eine so starke, daß kleine Copepoden, die in den Hauptwirbel geraten, mehrere Male darin herumgedreht werden, ehe sie sich daraus befreien können.

Die Hauptwucht des Schlages liegt in den Pleopodenspitzen. Diese liegen in der Ruhelage des Tieres, wenn der Körper zusammengekrümmt ist, gerade unter dem Brutraum zwischen den Kiemen. Von ihnen getroffene Wasserteile oder Schmutzpartikelchen werden fast gradlinig weit vom Körper weg befördert.

Durch den Pleopodenschlag, der schnell zu den Uropoden hin und langsam zum Brutraum zurück geführt wird, entsteht zwischen Marsupium und Pleopoden ein Raum mit Unterdruck. An diese Stelle strömt nun Wasser von Gegenden höheren Druckes in Richtung der Pfeile nach (Fig. 27). Gleichzeitig wird Wasser vom hinteren Teile des Brutraums abgesaugt und von vorn durch neues ergänzt. Den Eintritt des Wassers von vorn gestattet die große Lücke, die das erste Brutplattenpaar frei läßt (Fig. 25). Der Abfluß erfolgt durch die Zwischenräume zwischen den hinteren Brutplattenpaaren.

Gröbere Verunreinigungen des Wassers werden durch die beiden Gnathopodenpaare mit ihrem Borstenbesatz abgefangen, zusammengekehrt, auf ihre Freßbarkeit untersucht und die unbrauchbaren Bestandteile an den Hauptstrom weitergegeben. Dieser befördert sie weit weg vom Körper. Die dichte Beborstung der Brutplatten, die die Lücken zwischen den Oostegiten reusenartig verschließt, läßt nur feine Partikel passieren, die meist sofort wieder mit dem Wasserstrom entfernt werden. Etwaige Verunreinigungen der Oostegiten beseitigt das ♀ mit den Gnathopoden, indem die Schmutzteilchen mit den Dactyli gelockert und entfernt werden.

Um eine Verpilzung der Eier zu verhindern, eine Gefahr, die bei der dichten Lagerung im Brutraum leicht droht, werden diese von Zeit zu Zeit kräftig durcheinander geschüttelt. Dabei werden gleichzeitig die Verunreinigungen, die durch die Oostegitenlücken eingedrungen sind und die sich zwischen den Eiern festgesetzt haben, gelockert und herausgeschwemmt.

Das Schütteln der Eier kommt durch den Pleopodenschlag zustande. Ehe das Schlagen der Pleopoden gegen das Marsupium einsetzt, streckt das ♀ die ersten 6 Segmente einschließlich Cephalothorax vollständig gerade und spreizt die Epimerialplatten etwas nach außen. Die Streckung des Körpers ruft eine geringe Drehung des 1. Brutplattenpaares um seinen Anheftungspunkt an den Epimerialplatten hervor. Dadurch senkt sich ihr Ende, das nach unten umgeschlagen ist, um ein beträchtliches Stück. Das Auseinanderweichen der Epimerialplatten bewirkt wiederum eine Senkung der distalen Enden der nächsten beiden Brutplattenpaare, da ihre Oostegiten an den Epimerialplatten entlang senkrecht nach unten gehen und sich dann allmählich nach innen umbiegen. Dabei kommt gleichzeitig eine Verbreiterung des Marsupiums zustande. Die so erzeugte neue Gestalt des Brutraums wird durch die gestrichelte Linie der schematischen Zeichnung Fig. 29 umrissen. Entsprechend der Ooste-

gitenlänge ist die Senkung im vorderen Teil des Marsupiums am stärksten, während sie nach hinten zu allmählich abnimmt.

Sofort nach der Vorwölbung des Marsupiums, die den Brutraum fast um die Hälfte vergrößern kann, beginnen die Pleopoden, das Marsupium zu betrommeln. Die Schläge dauern nur Sekunden — bis 4,4 Sekunden wurden gezählt —. In dieser Zeit erfolgen 12 bis 27 Bewegungen, so daß im Mittel etwa 360 Pleopodenschläge in der Minute den Brutraum treffen würden. Zuweilen wird das Betrommeln des Brutraums in kurzen Abständen mehrmals wiederholt, um dann wieder, besonders wenn das ♀ viel umherschwimmt, mehrere Stunden auszusetzen. Der Pleopodenschlag wirbelt die Eier sehr kräftig durcheinander; sie gleiten in der Hauptsache vor und zurück, verändern aber auch ihre gegenseitige Lage. Die oberen Eier rollen im vorderen Teil des Brutraums, wo ein Ausweichen möglich ist, sehr leicht nach unten.

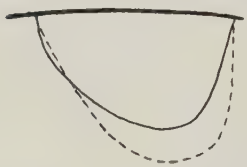

Fig. 29. Schematische Darstellung der Weitung des Brutraums von *G. pulex* und *C. Roeselii* bei der Reinigungsbewegung.

Das Betrommeln des Marsupiums findet auch statt, wenn sich Junge im Brutraum befinden. Es wurde bei beiden Arten, *G. pulex* und *C. Roeselii*, in gleicher Weise beobachtet.

4. Der feinere Bau der Oostegiten.

An dieser Stelle möchte ich einige Beobachtungen über den feineren Bau der Brutplatten anführen, wenn ich auch eingehendere histologische Untersuchungen nicht vorgenommen habe. Eine ausführliche Schilderung des Baues der Brutplatten der Asseln findet sich in der Literatur bei VAN EMDEN (1922). Danach liegt unter der Cuticula der Brutplatte oben und unten je eine dünne Plasmaschicht — Hypodermis —, die je nach dem Alter und Stadium des Oostegiten mehr oder weniger zahlreiche Kerne enthält. Die beiden Plasmalagen werden durch pfeilerartige Plasmastränge überbrückt. Zwischen den Plasmasträngen dehnen sich Lakunenräume aus, die zahlreiche Blutkörperchen enthalten.

Denselben pfeilerartigen Aufbau finden wir auch bei den Gammariden und zwar nicht nur in den Brutplatten, sondern auch in den Kiemen und Epimerialplatten. Für die Kiemen hat ihn schon NEBESKI (1881) beschrieben. Während aber bei den Kiemen 1 oder 2 Zellen von oben auf ebensoviel Zellen von unten treffen und dadurch pfeilerartig das Lumen offenhalten (vgl. Fig. 33), setzen sich

die Pfeiler in der Brutplatte aus langen, sehr schmalen Strängen zusammen, die mehreren Zellen entstammen. Die Brutplatten beider Gammariden sind außerdem wesentlich dicker als die Kiemen und anscheinend auch dicker als die Brutplatten bei *Asellus*. Die Dicke der Pfeiler erreicht jedoch bei weitem nicht die Stärke derjenigen von *Asellus aquaticus* (vgl. dazu auch fig. 10 der Arbeit von van Emden, 1922). Abweichend von der entwickelten Brutplatte von *Asellus aquaticus* ziehen sich im beborsteten Oostegiten von

Fig. 30. Schnitt durch den mittleren Teil des Oostegiten von *G. pulex* (Leitz 4; 6). *S* spindelförmige Kerne. *Pf* Pfeiler.

Fig. 31. Anschnitt einer Borste desselben Oostegiten (Leitz 4 6). *B* Blutgerinnsel.

Fig. 33. Schnitt durch die Kieme von *G. pulex*, ♀ (Leitz 4; 6). *Bl* Blutflüssigkeit mit Blutkörperchen.

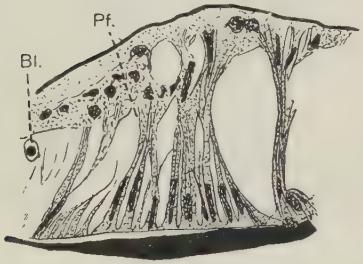

Fig. 32. Schnitt durch den Ansatz einer Brutplatte von *G. pulex* (Leitz 4; 6). *Bl* Blutkörperchen. *Pf* Pfeiler.

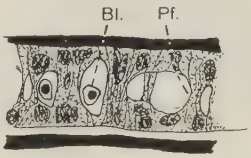

Fig. 34. Schnitt durch die Seitenplatte eines *G. pulex*, ♀. *Pf* Pfeiler. *Bl* Blutkörperchen (Leitz 4; 6).

Gammarus mesenchymatöse Querverbindungen von Pfeiler zu Pfeiler (Fig. 30). Wo die Pfeiler sehr dicht stehen, wie an den Ansatzstellen der Borsten (Fig. 31) oder am Übergang des Oostegiten zum Körper (Fig. 32), fehlen diese Bindegewebsbrücken fast vollständig.

Eine Eigentümlichkeit der gestreckten Pfeilerzellen sind die langen, spindelförmigen Kerne. Sie fehlen sowohl den Kiemen der Gammariden als auch den Brutplatten der Asseln; in beiden Fällen enthalten die Zellen rundliche oder ovale Kerne. Auch in den Pfeiler-

zellen der Epimerialplatten (Fig. 34) sind bei beiden Gammariden spindelförmige Kerne in dieser Länge nicht festzustellen. Außerdem fehlen in den Epimerialplatten, deren Pfeiler sehr kurz und dick sind, die mesenchymatischen Bindegewebsbrücken.

Für die Sauerstoffaufnahme von außen spielt die Durchblutung der Brutplatte wenn überhaupt, dann nur eine untergeordnete Rolle; dazu ist die Cuticula der Brutplatte zu dick. Noch weniger kommt dafür die Epimerialplatte mit ihrer sehr dicken Wandung in Frage. Man vergleiche damit die dünne Cuticula der Kieme.

Das Aufsichtsbild der Brutplatte gleicht ganz auffallend dem von *Asellus aquaticus*, nur daß das „membranöse Rohr" und „das System feiner Plasmafäden" fehlt. Die Pfeiler erscheinen von oben betrachtet als unregelmäßige Plasmainseln, die über den Oostegiten verteilt sind. Das Lakunensystem zwischen den Inseln enthält reichlich Blutkörperchen. Zum Rande der Brutplatten nimmt die Kerndichte zu, wenn auch nicht in dem Maße wie bei *Asellus*. Abweichend von den Brutplatten der Asseln weisen die Oostegiten der beiden Gammariden Kernreihen auf (Fig. 35), die von den Borsten aus ins Innere verlaufen — die Oostegiten der Asseln sind unbeborstet —. Sie stehen vielleicht mit der Borstenbildung in Zusammenhang, da sie in ganz jungen Oostegiten, die keinen Borstenbesatz tragen, noch fehlen.

Fig. 35. Aufsichtsbild eines Oostegiten von *G. pulex* (LEITZ 4; 6). *Pl* Plasmainseln. *Bl* Blutkörperchen. *K* Kernreihen zu den Borsten.

Weitere Unterschiede im histologischen Bau werden durch das Fehlen der Parturialhäutung bei den Gammariden bedingt — d. i. die Häutung, die der Eiablage vorausgeht und die bei den Asseln die Brutplatten zur Entfaltung bringt. Während bei *Asellus* vor der Parturialhäutung ein gefärbtes Totalpräparat eine große Zahl dicht gelagerter Kerne zeigt, die allmählich durch Wachstum der neuen Brutplatte immer weiter auseinander weichen — es kommt schließlich zu einer Faltung des Oostegiten im Innern der alten Hülle — gleichen sich die Brutplatten von *G. pulex* und *C. Roeselii*

im histologischen Aufbau vor und nach der Häutung vollkommen. Die Größenzunahme der Oostegiten ist unwesentlich, da die Brutplatten nach der Entlassung der Brut nicht durch eine Häutung verkleinert werden wie bei den Asseln.

Bald nachdem die Eier in den Brutraum entlassen worden sind, setzt bei *Asellus aquaticus* die Degeneration des Gewebes im Innern des Oostegiten ein. Dabei weicht das Gewebe mehr und mehr vom Rande zurück und beschränkt sich schließlich nur noch auf einen schmalen mittleren Streifen. Von all diesen Umbildungen der Brutplatten ist bei den Gammariden nichts zu bemerken. Der Oostegit behält vor, während und nach der Brutperiode stets das gleiche histologische Aussehen.

5. Die Entwicklung der Oostegiten.

Die erste Anlage der Oostegiten läßt sich schon mehrere Häutungen, bevor das ♀ geschlechtsreif wird, nachweisen. Bei ganz

Fig. 36. Oostegitenanlage eines ♀ von *C. Roeselii*, 4,5—5 mm Größe (Leitz 4; 3).

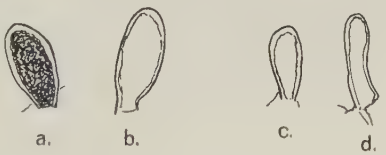

Fig. 37. Oostegitenanlage eines ca. 5,5 mm großen ♀ von *C. Roeselii* (Leitz 4; 3). a 1. Oostegit. b 2. Oostegit. c 3. Oostegit. d 4. Oostegit.

jungen ♀ — Größe etwa 4,5—5 mm — trifft man nur das 1. Oostegitenpaar an, das am 3. Segment sitzt (Fig. 36), während die anderen Oostegiten noch fehlen. Die beiden Brutplatten sind als kleine, zapfenartige Anhänge zu erkennen, die neben den Kiemen an den Epimerialplatten sitzen. Ihr Inneres ist dicht von Kernen erfüllt, ohne daß sich äußerlich eine weitere Differenzierung erkennen ließe. Irgendwelche Andeutungen über die spätere Beborstung fehlen.

Im nächsten Stadium — Größe der ♀ etwa 5—5,5 mm — treten sämtliche 4 Brutplattenpaare auf. Sie zeigen deutliche Form- und Größenunterschiede (Fig. 37). Am schmalsten ist der letzte Oostegit, der am 6. Segment sitzt (d). Die 3 vorderen Paare nehmen allmählich an Breite zu (Fig. 37 c, b, a), so daß der erste die größte Breite erreicht. In den beiden nächsten Stadien — Größe der ♀ ca. 6—7 mm — bilden sich am Rande der Oostegiten schwache Einkerbungen, die als erste Anzeichen für die spätere Beborstung

zu deuten sind. Die dichte Lagerung der Kerne beschränkt sich auf den Rand und den Grund des Oostegiten, während die Kerne in seinem mittleren Teil weiter auseinander gerückt sind.

Je mehr sich das ♀ der Geschlechtsreife nähert, desto größer werden die Oostegiten. In den nächsten Stadien — Größe der ♀ ca. 7,5 mm, 8 mm, 8,5 mm — gleicht die äußere Form der Oostegiten annähernd den ausgebildeten Brutplatten, nur die Beborstung fehlt noch. Statt dessen erheben sich am Rande niedrige Zacken. Im Anfange sind diese Zacken noch nicht sehr zahlreich (Fig. 38),

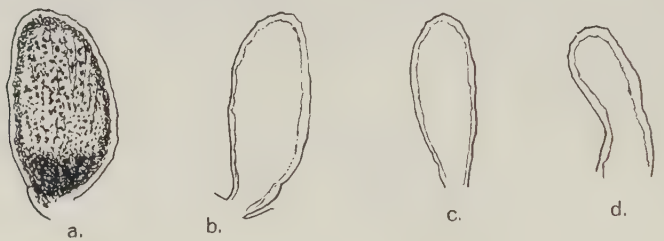

Fig. 38. Oostegiten eines 7,5 mm großen ♀ von *C. Roeselii* (LEITZ 4; 3). Dieselben Bezeichnungen wie Fig. 37.

Fig. 39. Oostegiten eines 8 mm großen ♀ von *C. Roeselii* (LEITZ 4; 3). Dieselben Bezeichnungen wie Fig. 37.

bei den beiden nächsten Größen (Fig. 39 und Fig. 40) nimmt jedoch ihre Zahl zu, so daß zum Schluß etwa ebenso viel Zacken vorhanden sind wie am ausgebildeten Oostegiten Borsten. Im Innern ordnen sich die Kerne zu inselartigen Gruppen — Pfeilern — an, die von Entwicklungsstufe zu Entwicklungsstufe weiter auseinander weichen. Andeutungen dazu findet man auch schon in früheren Stadien. Am Grunde und längs des Randes der Brutplatte sind die Kerne spärlicher geworden. In diesen Stadien werden zuerst die Kernreihen erkennbar, die am ausgebildeten Oostegiten vom Innern zu den Borsten führen.

In dem nächsten Stadium werden dann nach vorangegangener Begattung beborstete Oostegiten hervorgebracht. Auch bei *G. pulex* wird zuerst nur 1 Oostegitenpaar — das erste — angelegt; es tritt etwa bei einer Größe von 4,5 mm auf (Fig. 41). Bei entsprechend großen ♀ trifft man Oostegiten an, die in ihrer Entwicklung schon viel weiter sind. Zum Vergleich bringe ich 2 Stadien (Fig. 42 u. 43) — Größe der ♀ ca. 6,5 mm und 7,5 mm — die im wesentlichen.

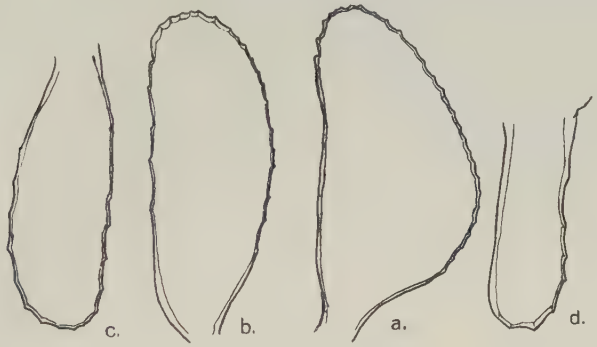

Fig. 40. Oostegiten eines 8,5 mm (ca.) großen ♀ von *C. Roeselii* (Leitz 4; 3). Die gleichen Bezeichnungen wie Fig. 37.

Fig. 41.

1. Oostegit eines 4,5 mm großen ♀ von *G. pulex* (Leitz 4; 3).

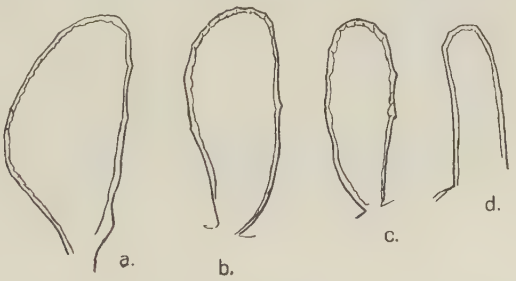

Fig. 42. Oostegiten eines 6,5 mm (ca.) großen ♀ von *G. pulex* (Leitz 4; 3). Bezeichnungen wie Fig. 37.

bei geringerer Größe des Tieres, den letzten Stadien von *C. Roeselii* gleichen (einige Zacken sind in kurze Borsten ausgezogen).

Mit 7,5 mm erreichen die ♀ von *G. pulex* die Geschlechtsreife (*C. Roeselii*-♀ erst bei 8—8,5 mm). Die Häutung, die der 1. Eiablage vorausgeht, liefert dann beborstete Oostegiten. Die Zahl der Borsten wechselt je nach der Größe der Brutplatten; letztere ist wieder abhängig von der Größe der ♀, so daß mit jeder Häutung einige Borsten mehr an den Brutplatten auftreten. In den Figg. 49

bis 52 sind die Oostegiten eines 7,5 mm großen ♀ von *G. pulex* dargestellt; die ausgebildeten Brutplatten eines entsprechenden Stadiums von *C. Roeselii* stimmen damit vollkommen überein. Danach ist am dichtesten beborstet der flächengrößte 1. Oostegit. Er fängt bei einem etwa 7,5 mm großen ♀ mit mindestens 30 Borsten an; dann folgt der etwas kleinere 2. Oostegit mit über 20 Borsten. Der 3. Oostegit, der noch schmaler und kürzer als der vorhergehende ist, trägt etwa 15—20 Borsten, während der letzte Oostegit, der fast linealisch schmal ist, nur ca. 10 Borsten trägt. Bei sehr großen ♀ zählte ich über 65 Borsten an der 1. Brutplatte. Entsprechend nimmt dann auch die Beborstung an den anderen Oostegiten zu — am 2. finden sich ca. 45, am 3. ca. 30 und am 4. ca. 20 Borsten.

Fig. 43. Oostegiten eines ca. 7,5 mm großen ♀ von *G. pulex* (LEITZ 4; 3). Die Bezeichnungen sind dieselben wie Fig. 37.

In der Hauptfortpflanzungszeit folgt eine Kopulationsperiode auf die andere, und dementsprechend trifft man im Sommer bei geschlechtsreifen ♀ nur beborstete Oostegiten an. Im Herbst dagegen, wenn die Kopulationszeit aussetzt, wird nach Entlassung der letzten Brut die Beborstung an den Brutplatten durch eine Häutung rückgebildet. Ich beobachtete beispielsweise folgendes: 1 ♀ von *C. Roeselii*, das am 27./10. die Brut aus dem Marsupium entließ, häutete sich 2 Tage später — am 29./10. Die Untersuchung des ♀ und der abgeworfenen Haut ergab, daß das ♀ Brutplatten ohne Borstenbesatz trug, der abgeworfene Panzer aber die chitinigen Reste normal ausgebildeter Oostegiten enthielt. Solche ♀ mit unbeborsteten Oostegiten findet man bis zum Beginn des folgenden Jahres. Ob und wie oft sich die ♀ in dieser Zeit häuten, habe ich

nicht feststellen können. Die Zahl der Häutungen wird aber wahrscheinlich wegen der niedrigen Temperaturen, die in diesen Monaten

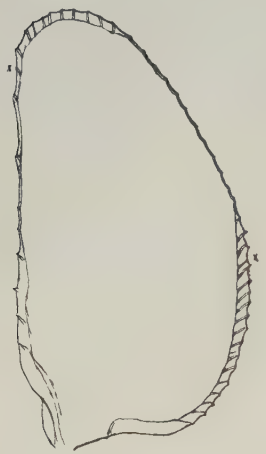

Fig. 44. Rückgebildeter 1. Oostegit von *C. Roeselii* (in Vorkopula getötet). Schwächer als die vorigen Figuren vergrößert.

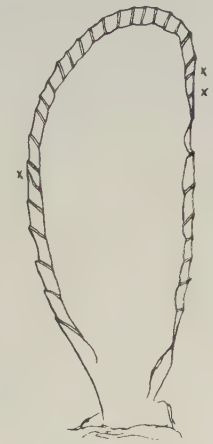

Fig. 45. Rückgebildeter 2. Oostegit. Alles andere wie der vorige Oostegit.

Fig. 48 gibt die Größenverhältnisse der 4 Oostegiten untereinander an und gleichzeitig die Längen, auf die die Oostegiten gebracht werden müßten, um die gleiche Vergrößerung wie die Fig. 35—45 zu haben.

Fig. 46. Rückgebildeter 3. Oostegit desselben ♀. Wie vorige Figur.

Fig. 47. Rückgebildeter letzter Oostegit von *C. Roeselii*. Die Kreuze bezeichnen in den letzten 4 Figuren die Stellen, an denen Borsten zwischengeschaltet werden.

im Freien herrschen, herabgesetzt sein, wenn sie nicht sogar ganz unterbleiben.

Auch bei ♀, die wieder im neuen Jahr zum ersten Mal die Vorkopula eingegangen sind, sind die Brutplatten noch ohne Borsten-

besatz. Erst die Häutung, die den Eiaustritt einleitet, liefert wieder beborstete Oostegiten. In den Figg. 44—47 ist das während der Ruheperiode bestehende Oostegitenstadium dargestellt. Die Brutplatten sind schwächer als die der vorhergehenden Figur vergrößert. Der Maßstab (Fig. 48) gibt ihre Länge an für den Fall, daß sie auf die gleiche Vergrößerung gebracht würden; gleichzeitig

Fig. 49. 1. Brutplatte eines 7,5 mm großen ♀ von *G. pulex* (LEITZ 4; 3).

Fig. 50. 2. Brutplatte desselben ♀ (LEITZ 4; 3).

gestattet er einen Vergleich der Oostegitenlängen untereinander. Auffallende Größenunterschiede zwischen unbeborsteten und beborsteten Oostegiten sind demnach nicht festzustellen. Der Rand der Brutplatten zeigt wieder die Zacken der früheren Stadien, während im Innern — es wurde 1 ♀ in Vorkopula abgetötet, das kurz vor der Häutung stand — der neue beborstete Oostegit vorgebildet ist. Deutlich erkennbar ist an den angekreuzten Stellen die Zwischenschaltung neuer Borsten. Irgendwelche Änderungen im

histologischen Aufbau lassen sich auch in diesem Stadium an Totalpräparaten nicht erkennen. Die Brutplatten unterscheiden sich in der Beziehung nicht von beborsteten Oostegiten.

Fig. 51.
3. Brutplatte desselben ♀ (Leitz 4; 3).

Fig. 52.
4. Brutplatte desselben ♀ (Leitz 4; 3).

(Die Figg. 22—23 und 30—52 sind auf $^4/_5$ des Originals gebracht.)

III. Versuch einer Kreuzung zwischen *G. pulex* L. und *C. Roeselii* Gerv.

Zum Schluß möchte ich von einem Paarungsversuch eines *G. pulex*-♂ mit einem *C. Roeselii*-♀ berichten. Bei der Durchsicht des Zuchtmaterials fand ich die beiden Tiere in Reiterstellung umherschwimmend. Sie wurden sofort isoliert; am 5. Tage danach fand die Kopula statt. Das ♀ hatte sich gehäutet und trug ein Eierpaket im Brutraum. Zur Kontrolle, ob es zu einer Befruchtung gekommen war, wurden 2 Pärchen von *C. Roeselii*, deren ♀ kurz vor der Häutung standen, getrennt, und die ♀ ebenfalls isoliert. Nach

1 bzw. 4 Tagen fand die Häutung statt, und am folgenden Tage war der Brutraum mit Eiern gefüllt. 2—3 Tage später war die Eimasse im Brutraum bei diesen ♀ zerfallen; beide ♀ lebten danach noch weiter. Bei dem ♀ der Kreuzung hielt sich die Eimasse 29 Tage — bis zum Tode des Tieres — im Brutraum. Die nähere Untersuchung ergab, daß die Eier wohl eine feste Eihaut gebildet hatten, daß aber der Inhalt zerfallen war.

Das Ergebnis reiht sich den Resultaten von SEXTON (1928) an. Kreuzungsversuche, die SEXTON mit 5 verschiedenen Arten *G. locusta*, *G. marinus*, *G. chevreuxi*, *G. duebenii* und *G. pulex* unternahm — die Tiere wurden an die gleichen Medien, Salz-, Brack-, Süßwasser, gewöhnt —, verliefen mit dem gleichen negativen Erfolg.

Trotz der Ähnlichkeit in Fortpflanzung und Brutpflege, die bei beiden Arten eine Kreuzung begünstigen könnte und trotz vieler Übereinstimmungen in Vorkommen und Lebensweise, sind sich die beiden Gammariden, *G. pulex* und *C. Roeselii*, artlich so fremd, daß die Spermatozoen der einen Art die Eier der anderen nicht befruchten können.

Zusammenfassung.

Bei *G. pulex* tragen die ♂ auf den Geißeln der 2. Antennen 2 Borstenreihen pro Glied, die ♀ eine, auf einigen Gliedern noch eine 2. mit weniger Borsten. Die letzten Uropoden sind beim ♂ um 25% dichter beborstet als beim ♀. Die Gnathopoden weisen hauptsächlich Formunterschiede auf.

Bei *C. Roeselii* ♂ stehen auf den beiden distalen Stielgliedern der 2. Antenne mindestens doppelt so viel Borsten wie auf denen des ♀. Die letzten Uropoden sind doppelt so dicht beborstet wie die des ♀. Die Gnathopoden sind hauptsächlich in der Form unterschieden.

Die Ausmündung des Ovidukts erfolgt auf dem letzten Oostegiten, senkrecht zu seiner Fläche. Die Öffnung, die während der ganzen Brutzeit erhalten bleibt, wird nach der Eiablage durch einen Schleimpfropf verschlossen.

In den Monaten Oktober bis Dezember einschließlich ist im Berliner Gebiet bei *G. pulex* keine Fortpflanzung zu beobachten. Für *C. Roeselii* verlängert sich diese Zeit bis zur Mitte des Februars. Während dieser Ruheperiode tragen die Oostegiten keinen Borstenbesatz.

Bei den Gammariden findet die 1. Häutung nach 5—7 Tagen statt. Für die nächsten Häutungen verlängert sich der Zwischenraum auf ca. 9—14 Tage. Nach ungefähr 8—10 Häutungen tritt die Geschlechtsreife ein. Ein ♀ kann 6—9 mal zur Fortpflanzung schreiten. Die Zeiten sind temperaturbedingt.

Die Dauer der Vorkopula ist abhängig von der Temperatur. Im allgemeinen dauert sie im Sommer 5—7 Tage.

(Bei der Häutung bilden sich Risse zwischen Cephalothorax und 2. Segment und zwischen den Tergiten und Epimerialplatten des 2.—6. Segmentes. Das ♀ zieht zuerst das Kopfbruststück aus dem alten Panzer hervor und streift dann den Rest des Panzers ab. Auf der Ventralseite hängen die Teile des Panzers zusammen.) Während der Häutung behält das ♂ seinen Halt zwischen Cephalothorax und 2. Segment. Die Anklammerung zwischen 6. und 7. Segment, die während des Abstreifens gelöst wird, wird sofort nach der Häutung wieder aufgenommen. Der ganze Vorgang dauert nur wenige Sekunden.

Zwischenhäutungen, die nach Entlassung der Brut aus dem Marsupium die Oostegiten rückbilden und die Oviduktmündung verkleinern, finden bei den Gammariden nicht statt. Es folgt eine Brutperiode auf die andere.

Zur eigentlichen Kopula wird das ♀ in Kopulationsstellung gebracht. Dazu wird es unter dem ♂ um einen spitzen Winkel gedreht und die dem ♂ zugekehrte Seite des ♀ angehoben. Die Samenübertragung wird mit Hilfe der 3 Pleopodenpaare ausgeführt. Die pinselförmig zusammengelegten Pleopoden werden dem ♀ mit kräftigen Stößen 8—14 mal in den Brutraum geschoben — ca. 2 Stöße in der Sekunde —. Das Zustoßen wiederholt sich noch 2—3 mal. Im ganzen dauert dieser Vorgang 20 –25 Sekunden. Während der Pleopodenstöße tritt das Sperma aus und wird von diesen auf den Oostegiten und der Ventralwand des Körpers festgedrückt. Diese Samenübertragungen werden etwa halbstündig wiederholt. Im ganzen finden 3—4 Samenübertragungen statt, die 1. davon vor dem Eiaustritt. Die Befruchtung der Eier erfolgt außerhalb des Körpers im Brutraum.

Mit dem Heranwachsen der Brut nimmt auch die Größe des Brutraums zu. Er quillt schließlich — kurz vor Entlassung der Jungen — weit nach unten vor. Eier oder Embryonen werden während des Austragens nicht ausgestoßen.

Die Durchlüftung des Brutraums übernimmt der Atemwasserstrom. Durch den Pleopodenschlag wird in der Nähe des hinteren Teiles des Marsupiums ein Unterdruck erzeugt. An diese

Stelle niederen Druckes strömt Wasser durch die Lücken der Oostegiten.

Von Zeit zu Zeit werden die Eier durch Anschlagen der Pleopoden gegen das Marsupium kräftig durcheinander geschüttelt. Sie gleiten dabei in der Hauptsache vor und zurück, rollen aber im vorderen Teil des Brutraums auch leicht nach unten. Die Bewegungen dauerten bis zu 4,4 Sekunden. Auf die Minute umgerechnet würden etwa 360 Schläge den Brutraum treffen.

Da bei den Gammariden nach den einzelnen Brutperioden keine Zwischenhäutungen eingeschaltet werden, ändert sich während der ganzen Brutzeit der Bau der Oostegiten nicht. Im Schnitt zeigen die Oostegiten zwischen den Pfeilern, die sich von Wand zu Wand ziehen, mesenchymatische Querverbindungen. Das Aufsichtsbild läßt Kernreihen erkennen, die von den Borsten aus ins Innere verlaufen.

Von den 4 Oostegitenpaaren wird das vordere zuerst angelegt. Bei der nächsten Häutung treten auch die anderen 3 Paare auf. Sie sind in diesem frühen Stadium schon deutlich in Form und Größe unterschieden. Die Beborstung erscheint erst mit der Häutung, die den Eiaustritt einleitet.

Ich begann die vorliegenden Untersuchungen am Ende des Sommersemesters 1930 und habe sie im Laufe des Sommersemesters 1931 beendet.

Zu großem Dank bin ich Herrn Professor Dr. Zimmer verpflichtet, der mir einen Arbeitsplatz in dem unter seiner Leitung stehenden Museum für Naturkunde überließ. Besonders dankbar bin ich Herrn Professor Dr. Schellenberg, Custos der Crustaceenabteilung, für das Interesse, das er meinen Untersuchungen zuwandte und für die Unterstützung, die er mir jederzeit in freundlichster Weise zuteil werden ließ.

Literaturverzeichnis.

Blegvad, K., 1922, On the Biology of some Danish Gammarids and Mysids, in: Report Danish Biol. Station, Vol. 28, Kopenhagen.

Crozier, W. J. and Snyder, L., 1923, Selective Coupling of Gammarids, in: Biol. Bull. Woods Holl., Vol. 45.

Cussans, M., 1904, Gammarus, in: Liverpool Marine Biol. Comm., Mem. 12, London.

Embody, G. C., 1911, A. Preliminary Study of the Distribution, Food and reproductive Capacity of some fresh water Amphipods, in: Intern. Rev. Hydrobiol. Biol., Suppl., Ser. 3.

van Emden, Fritz, 1922, Zur Kenntnis der Brutpflege von Asellus aquaticus nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden, in: Arch. Naturgesch., Vol. 88, Abt. A 1—4.

Haempel, O., 1908, Über die Fortpflanzung und künstliche Zucht des gemeinen Flohkrebses (G. pulex und fluviatilis), in: Allg. Fisch.-Ztg., Vol. 33.

Heller, C., 1865, Kleine Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Amphipoden, in: Verh. bot.-zool. Vereins Wien, Vol. 15.

Holmes, S. J., 1903, Sex Recognition among Amphipods, in: Biol. Bull. Woods Holl., Vol. 5.

Janke, O., 1924, Die Brutpflege einiger Malacostraken, in: Zool. Anz., Vol. 58.

—, 1926, Über die Brutpflege einiger Malacostraken, in: Arch. Hydrobiol., Vol. 17.

Kochs, W., 1893—1894, Versuche über die künstliche Vermehrung kleiner Crustaceen, in: Ztschr. Fisch., Vol. 1 u. 2.

Kükenthal, 1926—1927, Handbuch der Zoologie, Vol. 3_1. Reibisch, Amphipoda.

Legueux, M., 1926, Etude de la ponte chez un Amphipode (Melita pellucida S. O. Sars), in: Bull. Biol. France-Belgique, Vol. 60, Paris.

Leunis, 1886, Synopsis der Thierkunde, 3. Aufl.

Linnaeus, Caroli, 1767, a Linné Systema Naturae, Vol. 7, 1, Pars II.

Maercks, H. H., 1930, Sexualbiol. Studien an Asellus aquaticus L., in: Zool. Jahrb., Vol. 48, Physiol.

Nebeski, O., 1881, Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria, in: Arbeit. Zool. Inst. Univ. Wien u. Zool. Station Triest, Vol. 3.

Roesel v. Roeselhof, 1755, Monatl. herausgeg. Insektenbelustigungen, 3. Teil, Die kleine Garneele unserer Flüsse.

Le Roux, M. L., 1931, Castration parasitaire et caractères sexuels secondaires chez les Gammariens, in: CR. Séances Acad. Sc. Paris, Vol. 15.

Sars, G. O., 1867, Crustacées d'eau douce de Norwège.

—, 1895, Crustacea of Norway, Vol. 1, Amphipoda.

Schumann, Fr., 1928, Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einiger Salze, insbesondere des kohlensauren Kalkes, für Gammariden und ihren Einfluß auf deren Häutungsphysiologie und Lebensmöglichkeit, in: Zool. Jahrb., Vol. 44, Physiol.

Sexton, E. W., 1910—1913, Description of a New Species of Brackish-water Gammarus (G. chevreuxi n. sp.), in: Journ. Mar. Biol. Assoc., Vol. 9, Plymouth.

—, 1912, Some Brackish-water Amphipodes etc., in: Proc. Zool. Soc., Sept.

—, 1923—1925, The Moulting and Growth-stages of Gammarus, with Desriptions of the Normals and Intersexes of G. chevreuxi, in: Journ. Mar. Biol. Assoc., N. S., Vol. 13.

—, 1928, On the Rearing and Breeding of Gammarus in Laboratory Conditions, ibid., N. S., Vol. 15.

Sexton, E. W., and Matthews, 1910—1913, Notes on the Life History of Gammarus chevreuxi, in: Journ. Mar. Biol. Assoc., N. S., Vol. 9.

Snyder, L. and Crozier, 1922, Selective Paring in Gammarids, in: Proc. Soc. Exper. Biol. Med., Vol. 19, New York.

Stebbing, T. R. R., 1906, Das Tierreich, 21. Lief., Amphipoda, I. Gammaridea, Berlin.

Della Valle, A., 1887—1889, Depositione fecondazione e segmentazione delle nova del Gam. pulex, in: Atti Soc. Natural. Modena.

—, 1893, Gammarini del Golfo di Napoli, in: Zool. Stat. Neapel.

Willer, A., 1922, Nahrungsuntersuchungen bei niederen Wassertieren. III. Nahrungsuntersuchungen bei dem Flohkrebs (Gam. pulex), in: Ztschr. Fischerei, Vol. 21, N. F., Vol. 5.

Wundsch, H. H., 1922, Beiträge zur Biologie von Gammarus pulex, in: Arch. Hydrobiol., Vol. 13.

Lebenslauf.

Als Sohn des Kaufmanns Gustav Heinze wurde ich am 23. März 1907 zu Berlin-Schöneberg geboren. Ostern 1920 wurde ich in die Quinta des Lessing-Gymnasiums zu Berlin aufgenommen. Ostern 1922 wurde ich wegen meines ausgesprochenen naturwissenschaftlichen Interesses Schüler der Deutschen Oberschule desselben Gymnasiums, die ich Ostern 1928 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Gleichzeitig ließ ich mich an der Universität Berlin immatrikulieren, um mich dem Studium der Naturwissenschaften, speziell der Zoologie zuzuwenden. Ich hörte bzw. arbeitete bei folgenden Professoren und Dozenten: Deegener, Herter, Hesse, Marcus, Zimmer, Czaja, Diels, Graebner, Kniep, Kolkwitz, Metzner, Pilger, Nernst, Schlenk, Köhler, Maier, Reichenbach, F. J. Schmidt. Allen meinen hochverehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen Dank aus.

Am 17. Dezember 1931 bestand ich an der Berliner Universität — nach 7 Semestern — die Promotionsprüfung „magna cum laude".